

ISSN 1996–1499

2023 №4



РОССИЙСКИЙ
ЖУРНАЛ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ

<http://www.sevin.ru/invasjour/>



Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова
Российской Академии Наук

Содержание

<i>Абрамова Л.М., Голованов Я.М.</i> МАТЕРИАЛЫ К «ЧЁРНОЙ КНИГЕ ФЛОРЫ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ»	2
<i>Афонин А.Н., Мусолин Д.Л.</i> ПОТЕНЦИАЛ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОРИЧНЕВОГО МРАМОРНОГО КЛОПА <i>HALYOMORPHA HALYS</i> (НЕТЕРОПТЕРА: PENTATOMIDAE) В ЕВРОПЕ, ОПРЕДЕЛЁННЫЙ НА ОСНОВЕ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРАНИЦ ЕГО АРЕАЛА	16
<i>Гниненко Ю.И., Чилахсаева Е.А., Серая Л.Г., Ларина Г.Е., Юферева В.В., Бондарева Е.В., Ярыльченко Т.Н.</i> ОБНАРУЖЕНИЕ <i>CRYPTOSTROMA CORTICALE</i> – ВОЗБУДИТЕЛЯ САЖИСТОЙ БОЛЕЗНИ КОРЫ КЛЁНА В РОССИИ	34
<i>Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В., Корсун О.В.</i> О ПРИЧИНАХ РАСШИРЕНИЯ АРЕАЛА <i>LIMENITIS SYDYI</i> (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) В ЗАБАЙКАЛЬЕ	40
<i>Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Небесихина Н.А., Вехов Д.А., Елфимова Н.С.</i> НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ АЗИАТСКОМ МОЛЛЮСКЕ <i>CORBICULA FLUMINEA</i> (O.F. MÜLLER, 1774) ИЗ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ДОН	54
<i>Казьмин А.С., Шиганова Т.А.</i> РОЛЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ АБИОТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ В ЧЁРНОМ МОРЕ В ДИНАМИКЕ ГРЕБНЕВИКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ	64
<i>Куклина А.Г., Озерова Н.А., Швецов А.Н., Шайкина М.В., Ёлкина Е.С.</i> ТЕНДЕНЦИИ РАССЕЛЕНИЯ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «ЗАЛЕСЁННЫЙ ОВРАГ У Д. ВЛАСЬЕВО» (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)	74
<i>Мальцев В.И., Кулиш А.В., Белецкая М.А.</i> ЗОЛОТОПОЛОСЫЙ СИГАН <i>SIGANUS RIVULATUS</i> (SIGANIDAE) – НОВЫЙ ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ В ЧЁРНОМ МОРЕ	86
<i>Перетыкин А.А., Обвинцева Н.А.</i> ИНВАЗИЯ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) В ШЕРШНЁВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ Г. ЧЕЛЯБИНСКА	97
<i>Тютин А.В., Пряничникова Е.Г., Морозова Д.А.</i> ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ТРЕМАТОД У ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА <i>LITHOGLYPHUS NATICOIDES</i> (С. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIDAE) В УГЛИЧСКОМ И РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)	104
<i>Хусаинова И.В., Ситпаева Г.Т., Бабай И.В., Масалова В.А., Набиева С.В., Абдухадыр А., Зверев Н.И.а, Эпиктетов В.Г.</i> ЧУЖЕРОДНАЯ ДЕНДРОФЛОРА АЛМАТИНСКОЙ ОБЛАСТИ И ОЦЕНКА ЕЁ ИНВАЗИОННОСТИ	118
<i>Petrovskiy A.B., Ksenofontov D.A., Kozhanova E.I., Reshetnikov A.N.</i> CONCENTRATIONS OF TRACE ELEMENTS (MN, ZN, CU, FE, NI, CO, AND CD) IN INVASIVE FISH <i>PERCCOTTUS GLENII</i> IN WATER BODIES OF MOSCOW	132
<i>Pipoyan S.Kh., Benoyan L.Kh., Grigoryan A.F., Nersisyan M.R., Chakhalyan G.H., Hambartsumyan K.S., Arakelyan M.S., Stepanyan I.E.</i> FEATURES OF THE BIOLOGY OF ALIEN SPECIES PRUSSIAN CARP (CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII) FROM THE WATER BODIES OF ARMENIA	135
<i>Sukhikh Natalia, Feflova Elena</i> THE FIRST RECORD OF <i>EURYTEMORA VELOX</i> (LILLJEBORG, 1853) (CRUSTACEA, CALANOIDA) OUTSIDE OF EUROPE, GENETIC IDENTIFICATION WITH SURPRISE	139

МАТЕРИАЛЫ К «ЧЁРНОЙ КНИГЕ ФЛОРЫ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ»

© 2023 Абрамова Л.М.*, Голованов Я.М.

Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения УФИЦ РАН, Уфа, 450080, Россия
e-mail: *abramova.lm@mail.ru

Поступила в редакцию 01.09.2023. После доработки 29.09.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Составлен «чёрный список» флоры Оренбургской области, включающий 63 вида инвазионных растений. Согласно рекомендациям по ведению региональных Чёрных книг, виды «чёрного списка» разделены на четыре группы по инвазионному статусу. 10 ключевых видов (1-й статус) способны изменять структуру и состав растительных сообществ, 12 видов 2-го инвазионного статуса активно натурализуются в естественных и полуестественных местообитаниях, 23 вида 3-го инвазионного статуса расселились в антропогенных местообитаниях. Потенциально инвазионными (4-й статус) являются 18 видов. Статья является этапом подготовки региональной «Чёрной книги флоры Оренбургской области» и вносит вклад в изучение инвазионных процессов на Южном Урале и в целом в Российской Федерации. Сведения могут быть использованы для принятия мер по контролю численности опасных инвазионных видов для снижения экологического и экономического ущерба от их инвазий.

Ключевые слова: биологические инвазии, чужеродные виды, «чёрный список», Оренбургская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-02-15

Введение

Быстрое развитие инвазионных процессов в современный период и их негативное воздействие на экологическую и социально-экономическую обстановку в Российской Федерации требуют решения задачи инвентаризации инвазионной фракции флор во всех субъектах страны. В последние десятилетия активно проводится разработка региональных «чёрных списков» и «Чёрных книг», которые выпущены в ряде регионов Европейской части РФ, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока [Виноградова и др., 2010, 2011; Третьякова, 2011; Тремасова и др., 2012; Григорьевская и др., 2013; Сагалаев, 2013; Панасенко, 2014; Starodubtseva et al., 2014; Баранова и др., 2016; Эбель и др., 2016; Abramova et al., 2017; Vinogradova et al., 2020; Шхагапсоев и др., 2021, 2022; Merker et al., 2023; и др.].

Наиболее изученным регионом Южного Урала в отношении биологических инвазий является Республика Башкортостан, где инвазионные процессы исследуются с 1990-х гг. [Абрамова, 2012]; по результатам исследований опубликована «Чёрная книга флоры

Республики Башкортостан» [Абрамова и др., 2021a]. Аналогичные процессы в двух других регионах Южного Урала: Оренбургской и Челябинской областях до последнего времени были изучены недостаточно, имелись сведения лишь по небольшому числу инвазионных видов [Меркер, 2005, 2013; Пикалова, Сафонов, 2014; Пикалова, 2015, 2019, 2021; Abramova et al., 2016; и др.]. Помимо этого, был сформирован предварительный «чёрный список» инвазионных видов региона [Абрамова, Голованов, 2016].

С 2017 г. ведётся целенаправленный поиск новых локалитетов инвазионных и потенциально инвазионных видов растений на территории Оренбургской области (обл.) [Абрамова и др., 2017, 2019, 2020, 2021b; Голованов, Абрамова, 2019, 2020, 2022a, б, 2023a., б; Abramova et al., 2022]. Цель исследований – составить «чёрный список» флоры Оренбургской обл. Полученная информация об инвазионных растениях будет в дальнейшем использована для подготовки региональной «Чёрной книги флоры Оренбургской области».

Изложенные в настоящей работе сведения являются частью исследований инвазионных процессов на Урале и представляют интерес для сравнительного анализа состава и структуры инвазионной фракции флор регионов Российской Федерации, особенно её европейской части.

Материал и методы исследований

Оренбургская обл. расположена в южной части Уральского региона (между 54.349481° и 50.528013° с. ш.; 50.767236° и 61.689916° в. д.). Климат региона – умеренно-континентальный. Характерна высокая амплитуда колебаний температуры между зимними и летними месяцами, достигающая 34–38 °С, а также недостаточность атмосферных осадков – от 450 мм на северо-западе до 350 мм на юге и юго-востоке области. Зональные типы растительности – богаторазнотравно-злаковые луговые, разнотравно-ковыльные и типчаково-ковыльные настоящие степи, полынно-злаковые солонцеватые степи [Атлас..., 2003].

Работа проводилась в 2017–2023 гг. традиционным для флористических исследований маршрутным методом. Маршрут экспедиционных выездов охватил Предуралье, горную часть и Зауралье Оренбуржья. Были исследованы основные местообитания (пустыри, свалки мусора, обочины дорог, пастбища, берега водоёмов и пр.) в пределах различных населённых пунктов области. Находки инвазионных видов фиксировались в полевых дневниках, виды, требующие определения, были гербаризированы (собранный гербарий составил более 150 листов). Всего было зафиксировано более 400 новых локалитетов инвазионных видов растений.

В работе использован один из современных подходов к классификации инвазионных растений, основанный на анализе интенсивности захвата новых территорий, способности к натурализации в природных или антропогенных сообществах, изменению их состава и структуры. В соответствии с данными критериями, инвазионные растения были разделены на четыре группы разного инвазионного статуса, согласно рекомендациям по ведению региональных «Чёрных

книг» [Виноградова и др., 2010, 2011; Нотов и др., 2010].

Статус 1. Ключевые виды – активно внедряются в природные и полустественные сообщества, изменяют облик экосистем, нарушают сукцессионные связи, выступают в качестве эдификаторов и доминантов, образуя значительные по площади моновидовые заросли, вытесняют и (или) препятствуют возобновлению видов природной флоры.

Статус 2. Чужеродные виды, активно расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных полустественных и естественных местообитаниях.

Статус 3. Чужеродные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в антропогенных местообитаниях, в ходе дальнейшей натурализации некоторые из них могут внедриться в полустественные и естественные сообщества.

Статус 4. Потенциально инвазионные виды, способные к возобновлению в местах внедрения в условиях вторичного ареала и проявившие себя в смежных регионах как инвазионные виды.

Результаты исследований и их обсуждение

В результате проведённых исследований выявлено 45 инвазионных видов растений, представляющих опасность для экосистем Оренбургской обл., и 18 потенциально опасных чужеродных растений.

Статус 1. К наиболее опасным инвазионным растениям, способным изменять состав и структуру фитоценозов, на территории Оренбургской обл. мы относим 10 видов чужеродных растений: *Acer negundo* L., *Ambrosia trifida* L., *Bidens frondosa* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray, *Elaeagnus angustifolia* L., *Elodea canadensis* L., *Hordeum jubatum* L., *Iva xanthiifolia* L., *Rhaponticum repens* (L.) Hidalgo, *Xanthium orientale* L.

Acer negundo – североамериканский древесный вид, широко культивируемый и натурализовавшийся как в России, так и во многих странах мира [Виноградова и др., 2010; Saccone et al., 2013; и др.]. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015] и многих стран мира [Lambdon et al., 2008], а также в список при-

оритетных видов-мишеней для исследований и контроля [Дгебуадзе, 2014]. В Оренбургской обл. наибольшее распространение получил в западных районах Предуралья; в южной и горной части, а также в Зауралье, где более редок. По современным данным вид занимает площадь более 20 тыс. га, или около 5% всей площади лесного фонда [Колтунова, Кузьмин, 2017]. Встречается в самых разных лесонасаждениях, но активно натурализуется в естественных пойменных лесах [Стецук и др., 2011]. При этом становится доминантом или содоминантом сообществ в ивово-тополевых лесонасаждениях, в ольховниках – малозначимый вид [Abramova et al., 2019, 2022]. Распространяется с помощью плодов-крылаток, но основную роль в расселении вида играет перенос семян водными потоками. Отлично приспособлен к условиям городской среды, так как хорошо переносит загрязнение воздуха и почв, солеустойчив. В южных районах области сменяется другим древесным инвазионным видом – *Eleagnus angustifolia*.

Ambrosia trifida – вид североамериканского происхождения, является злостным сорным растением, включён в Перечень карантинных растений в Российской Федерации [Москаленко, 2001], «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015] и многих стран мира [Lambdon et al., 2008; Nentwig et al., 2018], а также в список приоритетных видов-мишеней для исследований и контроля [Дгебуадзе, 2014]. Оренбургская обл. – один из самых заражённых этим видом амброзии регионов РФ. В северо-западных и центральных районах области амброзию трёхраздельную можно встретить почти в каждом сельском населённом пункте, в южных и юго-западных районах она распространена преимущественно в поймах рек и понижениях рельефа, в восточном Оренбуржье вид практически не встречается, что связано с засушливостью местообитаний. Плоды довольно многочисленные, в условиях Оренбургского Предуралья их около 300–700 шт. на 1 растение [Пикалова, 2017, 2020]. Во время цветения даёт обильную пыльцу, обладающую сильной аллергенностью, что крайне неблагоприятно для здоровья населения области.

Ещё один широко распространённый в регионе инвазионный североамериканский вид – *Iva xanthiifolia* (*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.) – более засухоустойчив, чем амброзия трёхраздельная и потому встречается по всей территории Оренбургской обл., включая восточные районы. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Пыльца данного вида также высокоаллергенна, что создаёт угрозу для населения, но по непонятным причинам вид был исключён из карантинного списка, поэтому не отслеживается фитосанитарной службой. Массовое сорное растение населённых пунктов степной зоны Оренбуржья, откуда расселяется также на окружающие культивируемые земли, залежи, в поймы рек. В поймах рек южного Предуралья (р. Урал, Илек и др.) нередко образует обширные заросли. Семенная продуктивность в регионе очень высокая – от 2 до 5 тыс. и более семян на 1 растение [Пикалова, 2019, 2020], что благоприятствовало быстрому расселению вида по территории области. Высоко конкурентен и доминирует практически во всех занятых им фитоценозах.

Bidens frondosa – североамериканский вид, появился в регионе, вероятно, сравнительно недавно. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. В настоящее время распространён в основном в западном Оренбуржье, в поймах крупных рек – Урала и Сакмары, реже по более мелким рекам: Самара, Иртек, Песчанка и др. Его вторичный ареал в регионе имеет тенденцию к дальнейшему расширению. Семенная продуктивность вида высокая, плоды разносятся водными потоками, а также с помощью зазубренных остей на верхушке, цепляющихся за одежду человека или шерсть животных. Вид обладает более высокой конкурентностью и продуктивностью в сравнении с местными видами череды, поэтому постепенно вытесняет их из сообществ.

Echinocystis lobata – травянистая однолетняя лиана, родом из Северной Америки. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Широко культивируется и быстро дичает в местах выращивания, в дальнейшем расселяется в сырых местах с богатой азотом почвой,

преимущественно в поймах больших и мелких рек, чему способствует распространение плодов и семян по воде. В Оренбургской обл. встречается в основном в северо-западных и центральных районах, в Зауралье не обнаруживается. Поселяясь в зарослях приречных кустарников, эхиноцистис может сильно их угнетать, образуя плотный тёмный полог, вплоть до полной их гибели.

Elaeagnus angustifolia – средиземноморско-центральноазитский вид, культивируется во многих южных областях РФ в лесополосах, легко дичает, поселяясь в речных долинах. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. В Оренбургской обл. произрастает по берегам рек: Урал, Сакмара, Илек, Малая Хобда и др., а также вокруг озёр, в населённых пунктах, особенно по заброшенным садовым участкам [Абрамова и др., 2021б]. Вселяется во многие типы пойменных сообществ, включая засоленные луга, становится их доминантом, вытесняет местные древесные виды. Многочисленные семена охотно поедаются и разносятся птицами, что способствует его дальнейшему распространению далеко от мест культивирования.

Xanthium orientale (*Xanthium albinum* (Widder) H. Scholz & Sukopp) – также североамериканский однолетний вид, поселяется особенно часто по берегам водоёмов, на песчаных и илистых отмелях, в увлажнённых низинах, но может произрастать и в нарушенных местообитаниях в населённых пунктах и по обочинам дорог, особенно на лёгких почвах. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. В южных и юго-западных районах Оренбургской обл. на песчаных почвах нередок в посевах, особенно подсолнечника. Соплодия *X. orientale* снабжены крючочками, что позволяет им, зацепившись за одежду человека или шерсть животных, переноситься на большие расстояния от материнских растений. Сухие соплодия также разносятся водными потоками во время весеннего половодья. Острые шипы высохших соплодий могут повреждать ноги животных или человека, что ухудшает качество пляжей, пыльца может вызывать аллергический дерматит.

Elodea canadensis – водный многолетний вид из Северной Америки, широко расселившийся почти на всех континентах и являющийся одним из наиболее распространённых инвазионных видов. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015] и многих стран мира [Lambdon et al., 2008; Nentwig et al., 2018]. В Оренбургской обл. натурализовался во многих водоёмах, преимущественно в крупных реках и озёрах, водохранилищах, прудах и т. д. Размножается вегетативно частями удлинённых побегов, отличается быстрым ростом, особенно в эвтрофированных водах, переносится с рыболовными снастями, при движении маломерных судов, водоплавающими птицами, не исключена и роль аквариумистов. За счёт скорости роста может вытеснять местные водные виды растений.

Rhaponticum repens (*Acroptilon repens* (L.) DC.) – карантинное сорное растение [Москаленко, 2001] ирано-туранского происхождения. Включён в список приоритетных видов-мишеней для исследований и контроля [Дгебуадзе, 2014]. Чрезвычайно вредоносный корнеотпрысковый вид, засоряющий поля, пастбища, территории населённых пунктов. Отличается мощной корневой системой с многочисленными горизонтальными корнями, в связи с чем трудноискореним. Засухо- и солеустойчивый вид, хорошо развивающийся в сухом климате [Абрамова и др., 2020], в фитоценозах обычно доминирует. Расселяется по путям сообщения, встречается на пустырях и около построек в населённых пунктах, реже в посевах, натурализуется в степных сообществах. Растения горчака ядовиты для многих животных, поедаются только овцами и козами.

Hordeum jubatum – дву- или многолетний рыхло-дерновинный злак североамериканского происхождения. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Засухо- и солеустойчив, формирует большое количество семян. В последние десятилетия отмечается активизация вселений данного вида в природные фитоценозы в степной зоне Оренбургской обл. Распространяется по железным и автомобильным дорогам, благодаря способности

обломков колосьев перемещаться ветром на большие расстояния в виде «перекати-поля». Наиболее часто встречается по залежам, вокруг водоёмов, особенно на солонцеватых почвах у крупных водохранилищ в Зауралье (Ириклинское, Верхнеуральское), по железнодорожным путям и улицам в населённых пунктах, на техногенных субстратах в городах. Иногда культивируется как декоративное растение и сухоцвет. Вторичный ареал этого вида ещё не стабилизировался и вероятно его дальнейшее расселение в регионе.

Статус 2. К натурализующимся в естественных и полуестественных фитоценозах инвазионным растениям отнесены 12 чужеродных видов: *Carduus acanthoides* L., *C. nutans* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Epilobium ciliatum* Raf., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Lepidium draba* L., *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabilie, *Reseda lutea* L., *Sambucus racemosa* L., *Sisymbrium volgense* E. Fourn., *Ulmus pumila* L., *Urtica cannabina* L.

Carduus acanthoides и *C. nutans* – два средиземноморских [Куликов, 2005] по происхождению двулетних травянистых вида, нашедших на Южном Урале благоприятные условия для произрастания. Оба вида повсеместно распространены в Оренбургской обл., первый чаще в Предуралье, второй – в Зауралье, в горной части редки, на юге сменяются местным *Carduus uncinatus* M. Vieb. Ксерофитные растения, произрастающие на сорных местах: в населённых пунктах, по обочинам дорог, на залежах, выгонах, пустырях и т. д. Натурализуются в нарушенных степных сообществах. Не поедаемые скотом колючие растения засоряют сенокосы и пастбища, снижая качество кормов. Образуют монодоминантные сообщества. Хорошие медоносы.

Echinochloa crus-galli – сорное однолетнее растение родом из Южной Азии [Куликов, 2005], в настоящее время распространённое по всем континентам. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Обычный сорняк полевых культур, особенно пропашных, и орошаемых земель (бахчи, огороды, сады), предпочитает лёгкие и удобренные почвы. Натурализовался в естественных прибрежных местообитаниях, вокруг водоёмов и в канавах. В Орен-

бургской обл. обычен в северных районах, в южных и восточных – более редок.

Epilobium ciliatum (*Epilobium adenocaulon* Hausskn.) – многолетнее травянистое растение североамериканского происхождения, проникшее в Европу и Россию в конце XIX в. и быстро распространяющийся в Европейской части России и на юге Сибири. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. В Оренбуржье встречается по канавам, вокруг водоёмов (пойма р. Урал) и на других подобных местообитаниях.

Grindelia squarrosa – озимый однолетник или двулетник североамериканского происхождения с разветвлёнными прямостоячими стеблями. Содержит ароматическую смолу, благодаря чему изредка культивировался в качестве пряно-ароматического и лекарственного растения. Вероятно, ранее изредка выращивался также и в южных районах Оренбуржья. В Оренбургской обл. встречается в населённых пунктах, по железным и автомобильным дорогам, пустырям, натурализуется в нарушенных степях. На территории области отмечается, преимущественно, в западных и южных районах Предуралья (Переволоцкий, Новосергиевский, Оренбургский, Илекский, Ташлинский, Сорочинский р-ны), реже в Зауралье – г. Орск. Предпочитает лёгкие, песчаные почвы. Формирует монодоминантные ценозы.

Lepidium draba (*Cardaria draba* (L.) Desv.) – корнеотпрысковый многолетник, распространён в Европе (Средиземноморье), Северной Африке, Западной и Центральной Азии. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Растёт по обочинам дорог, на залежах, выгонах, свалках, пустырях, в населённых пунктах и т. п., расселяется по автомобильным и железным дорогам. Натурализуется в нарушенных степных фитоценозах. Чаще встречается в западных районах Оренбургской обл. Размножается как многочисленными семенами, так и вегетативно. Нередко образует монодоминантные сообщества.

Phragmites altissimus – длиннокорневищное многолетнее растение. Характеризуется евразийским температурно-меридиональ-

ным распространением. Естественный ареал вида охватывает дельту Волги, низовья Дона, Крым, Предкавказье, южные районы Восточной Сибири и Дальнего Востока. За пределами России встречается в Причерноморье, в Атлантической и Средней Европе, Средиземноморье, Малой Азии, Китае, Монголии, Северной Африке [Папченко, 2008; Цвелёв, 2011]. Включён в «чёрную сотню» инвазивных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. С начала 1990-х гг. в Европейской России тростник высочайший стал распространяться в более северные регионы, что, возможно, связано с современным потеплением климата. На территории Оренбуржья вид расположен более чем в 300 км севернее от основного ареала [Голованов и др., 2019]. Таксономический статус вида до конца не ясен, иногда принимается в качестве подвида тростника южного – *Phragmites australis* subsp. *chrysanthus* (Mabille) Kerguelen. В Оренбургской обл. изредка встречается в населённых пунктах по берегам рек (реки Елшанка, Балабанка и др.) и сырым канавам (г. Орск). Несомненно, что в дальнейшем активизируется его расселение по водотокам области, особенно в южных районах.

Reseda lutea – небольшой травянистый однолетник, по-видимому средиземноморского происхождения [Куликов, 2005]. Встречается в сухих степях, на склонах холмов, вдоль дорог, по окраинам полей, на залежах. По всей области, но спорадически, чаще в Предуралье. Не образует монодоминантных сообществ и не наносит значительного вреда экосистемам.

Sambucus racemosa – европейский кустарник, натурализовавшийся в Скандинавии, на Кавказе, в Восточной Европе и других регионах. Включён в «чёрную сотню» инвазивных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Размножается семенами, переносится птицами, произрастает в основном на богатых почвах в населённых пунктах и около ферм, на пустырях, свалках, в заброшенных садах, реже в поймах рек, в основном в северо-западных лесостепных районах Оренбургской обл. Самостоятельных сообществ не образует, поэтому не наносит существенного вреда экосистемам.

Sisymbrium volgense – европейский вид, распространён в Восточной Европе. Эндемик Нижней Волги и Нижнего Дона, известный как сорный вид [Виноградова и др., 2010]. Включён в «чёрную сотню» инвазивных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Трудноискоренимое многолетнее корнеотпрысковое сорное растение, распространённое вдоль железных и автомобильных дорог, на пустырях в населённых пунктах и на полях в степной и полупустынной зоне. Размножается как многочисленными семенами, так и корневыми отпрысками, благодаря чему образует довольно плотные монодоминантные заросли. В Оренбургской обл. встречается во многих южных районах, в основном вдоль путей сообщения.

Ulmus pumila – восточноазиатский древесный вид, выращивается в лесополосах и населённых пунктах в засушливых районах, образует самосев, посредством которого дичает. Включён в «чёрную сотню» инвазивных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Растёт по нарушенным местообитаниям в городах и посёлках степной зоны: у домов, по пустырям, дворам, можно встретить и в степях вдоль дорог, на откосах транспортных путей, очень редко в посевах. По всей области обычен, в дальнейшем может проникнуть и в поймы рек степной зоны.

Urtica cannabina – естественный ареал охватывает юго-восток Западной Сибири и юг Восточной Сибири [Гельтман, 2004]. Сорный вид, активно расселяющийся на Южном Урале. Корневищный многолетник, с сильно жгучими листьями и стеблями. Засухоустойчив, в местах совместного произрастания может вытеснять аборигенный *Urtica dioica*. В Оренбургской обл. встречается довольно редко, в северо-западных районах, как рудеральное растение в населённых пунктах и вдоль железных дорог, у жилья, очень редко – в нарушенных степях. Формирует монодоминантные ценозы.

Статус 3. К чужеродным видам, активно расселяющимся в антропоценозах (рудеральные сообщества, урбо- и агроценозы), отнесены 23 вида: *Amaranthus albus* L., *A. blitoides* S. Watson, *A. retroflexus* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Artemisia sieversiana* Willd., *Ballo-*

ta nigra L., *Bassia scoparia* (L.) A. J. Scott, *Bromus japonicus* Thunb., *B. squarrosus* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Cuscuta campestris* Yunck., *Eragrostis minor* Host, *Erigeron canadensis* L., *Helianthus lenticularis* Lindl., *Lactuca serriola* L., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Matricaria discoidea* DC., *Medicago sativa* L., *Onopordum acanthium* L., *Portulaca oleracea* L., *Setaria pumila* (Poir.) Roem. & Schult., *S. viridis* (L.) P. Beauv., *Sisymbrium loeselii* L.

Amaranthus albus, *A. blitoides*, *A. retroflexus* – три однолетних вида рода *Amaranthus*, все североамериканского происхождения, непреднамеренно интродуцированные в Европу и ставшие обычными растениями в средней и южной полосе. Включены в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Наиболее распространён *A. retroflexus*, являющийся практически космополитом, злостный сорняк посевов пропашных и зерновых культур, а также огородов и садов. В Оренбуржье встречается также в широком спектре антропогенных местообитаний: пустыри, газоны, палисадники, строительные площадки, свалки и т. д., наиболее часто в южном Предуралье. Размножается многочисленными семенами. Два других вида этого рода *A. albus* и *A. blitoides* в основном обнаруживаются вдоль железных дорог, по обочинам шоссе, в населённых пунктах, образуют форму «перекати-поля», что способствует распространению семян ветром. Все три вида ширицы в южных районах области широко представлены в посевах, особенно подсолнечника, бахчевых культур на лёгких, песчаных почвах. При отсутствии надлежащего ухода могут доминировать в посевах, на бахчах и огородах.

Anisantha tectorum – небольшой однолетний злак, произрастающий в Евразии и Северной Африке. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. В Оренбургской обл. обычен в южных и юго-западных районах (Ташлинский, Илекский, Соль-Илецкий), где произрастает по обочинам дорог, в посевах и на песках. Предпочитает почвы лёгкого механического состава. Севернее в основном обнаруживается по железным дорогам, реже вдоль улиц в населённых пунктах, очень редок в горной

зоне и Зауралье. Изредка образует монодоминантные ценозы.

Artemisia sieversiana – вид широко распространён в Сибири, Средней Азии, на Дальнем Востоке, в Монголии, Китае. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. В европейской части России – чужеродный вид. Одно- или озимый двулетник. Встречается по населённым пунктам, пустырям, окраинам полей, вдоль дорог, на отвалах и свалках. В Оренбургской обл. обычный вид, чаще отмечается в Зауралье региона. Изредка образует монодоминантные сообщества. Не натурализуется в естественных экосистемах.

Ballota nigra – средиземноморский сорный вид. Спорадически встречается по различным нарушенным местообитаниям (пустырям, обочинам дорог) в северо-западных районах Оренбуржья (Бугурусланский, Северный р-ны). Изредка образует монодоминантные ценозы. Возможно дальнейшее расселение вида, по крайней мере, по лесостепной зоне Предуралья.

Bassia scoparia (*Kochia scoparia* (L.) Schrad.) – яровое однолетнее сорное растение, распространено в южных районах Европейской России, Западной Сибири и дальнего Востока, в Средней Азии. Вид включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Засухоустойчивый и теплолюбивый вид, предпочитает открытые освещённые места. В городском озеленении используется декоративная разветвлённая, часто окрашенная и густооблиственная форма кохии. В Оренбургской обл. встречается почти повсеместно, чаще в южных и центральных районах. Может засорять огородные культуры, сады, но обычно встречается на рудеральных экотопах – пустырях, свалках, вдоль путей сообщения, где формирует монодоминантные ценозы.

Bromus japonicus и *B. squarrosus* – два засухоустойчивых однолетних злака из рода *Bromus*. По происхождению, видимо, средиземноморские виды, расселившиеся во многих регионах Евразии. *B. squarrosus* включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Проникает преимущественно случайным образом по путям

сообщения. Первый вид встречается в Оренбуржье редко и спорадически, второй – обыкновенен по всей области. Размножаются семенами, встречаются по обочинам железных и автомобильных дорог, окраинам полей, в населённых пунктах по улицам и пустырям, на выгонах. Оба вида предпочитают почвы лёгкого механического состава. Сорные растения второстепенного значения. Формируют монодоминантные ценозы.

Centaurea diffusa – двулетнее травянистое растение с сильно разветвлёнными стеблями и многочисленными корзинками. Ирано-турецкий сорный вид степной зоны. Растёт на супесчаных и песчаных почвах, в населённых пунктах, вдоль дорог, на пустырях, окраинах полей, на каменистых склонах. Характерен для южных и юго-восточных районов области, севернее в основном отмечается на железнодорожных насыпях и обочинах автомобильных дорог. Имеет горький вкус, поэтому не поедается домашними животными. Изредка образует монодоминантные сообщества.

Erigeron canadensis (*Conyza canadensis* (L.) Cronquist) – широко представленный во всём мире и в России инвазионный сорный вид, однолетник, родом из Северной Америки. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Размножается исключительно многочисленными семенами, может образовывать озимую форму, перезимовывая в виде розеток. Засухоустойчив, предпочитает лёгкие рыхлые почвы. В Оренбургской обл. встречается повсеместно на разнообразных нарушенных местообитаниях – в посевах, на огородах, пустырях, залежах, по обочинам дорог, берегам рек и в населённых пунктах и т. д. Тяготеет к южным районам области, где является характерным видом залежей. Обычен на железнодорожных насыпях, где формирует монодоминантные ценозы.

Cuscuta campestris – североамериканское растение, распространившееся по всему миру. Карантинный сорняк, паразитирует на разнотравье, культурных и сорных растениях. Включён в Перечень карантинных растений в Российской Федерации [Москаленко, 2001], «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015], а также

в список приоритетных видов-мишеней для исследований и контроля [Дгебуадзе, 2014]. Расселяется вдоль путей сообщения, поэтому часто встречается вдоль автомобильных дорог, в населённых пунктах, на пустырях. В Оренбуржье почти повсеместно, особенно в южных районах, значительно реже в восточных районах (города Орск, Новотроицк). Паразитирует на других инвазионных видах (*Iva xanthiifolia* и *Xanthium orientale*), в южных районах в пропашных культурах – на подсолнечнике однолетнем.

Eragrostis minor – небольшой европейско-западноазиатский [Куликов, 2005] однолетний злак, с тонкими распростёртыми стеблями. Встречается на сухих щебнистых склонах, около дорог, по песчаным берегам рек, на железнодорожных насыпях. В Оренбургской обл. чаще обнаруживается в южных районах (Ташлинский, Илекский, Соль-Илецкий р-ны), где часто отмечается по обочинам дорог, пустырям в населённых пунктах, а также в посевах подсолнечника однолетнего. Севернее это преимущественно вид, приуроченный к откосам железнодорожных путей. Предпочитает почвы лёгкого механического состава. Формирует монодоминантные ценозы.

Helianthus lenticularis – однолетнее карантинное сорное растение, родом из Северной Америки. По внешнему виду похож на культурный подсолнечник, но имеет трубчатые цветки пурпурного цвета и несколько корзинок на побеге. Распространён в южных районах Европейской части России, на юге Западной и Восточной Сибири и Дальнего Востока и в Казахстане. Засоряет поля различных культур, встречается по обочинам, мусорным местам, на пустырях, в балках. Таксономический статус вида до конца не ясен, иногда принимается в качестве подвида подсолнечника однолетнего – *Helianthus annuus* subsp. *lenticularis* (Lindl.) Cockerell. В Оренбургской обл. довольно обычен, особенно в южных, центральных и восточных районах, преимущественно в посевах подсолнечника, или на следующий год после них, а также по обочинам дорог.

Lactuca serriola – широко распространённый сорный одно- или двулетник. Европейско-азиатский вид, часто встречающийся как

в лесостепных, так и в степных районах на богатых почвах. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Размножается многочисленными семенами, которые разносятся ветром. Обычен в Оренбургской обл. на разнообразных нарушенных местообитаниях – пустыри, свалки, придомовые территории, стройплощадки, откосы дорог и т. д. Встречается в посевах и на залежах, где формирует монодоминантные ценозы. Реже встречается в южных районах области, где замещается природным видом *L. tatarica*.

Lepidium densiflorum – небольшой североамериканский сорный одно- или двулетник, проникший во многие регионы Евразии. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Отличается высокой семенной продуктивностью и устойчивостью к вытаптыванию. Встречается в основном по улицам в населённых пунктах и вдоль дорог. В Оренбургской обл. распространён больше в северных и северо-западных районах. Вероятно, почти полностью заместил природный вид *L. ruderale* L.

Matricaria discoidea (*Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt.) – североамериканский невысокий однолетник, проникший и натурализовавшийся во многих регионах Евразии. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Предпочитает богатые почвы с достаточным увлажнением, хорошо выдерживает вытаптывание. Многочисленные семена разносятся ветром. Встречается вдоль дорог, по улицам в населённых пунктах, на сбитых пастбищах, пустырях. Обычен в северных районах, на юге редок, только в увлажнённых местообитаниях. Формирует монодоминантные ценозы.

Medicago sativa – западноазиатский травянистый многолетник, культивируемый и дичающий во многих регионах России. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Распространяется по обочинам дорог и в населённых пунктах. В Оренбургской обл. чаще можно встретить в северных и северо-западных районах, реже на юге Предуралья.

Onopordum acanthium – средиземномор-

ский вид, высокорослый колючий двулетник, типичный для степной зоны. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Предпочитает богатые азотом почвы, засухоустойчив. Встречается у жилья, по окраинам полей, фермам, пустырям, обочинам дорог, на залежах. Образует монодоминантные ценозы. В Оренбургской обл. встречается в основном в юго-западных, южных и юго-восточных районах, в Зауралье более редок.

Portulaca oleracea – однолетний суккулентный вид с распростёртыми разветвлёнными стеблями и мясистыми листьями. Происхождение вида неизвестно. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Засухоустойчив, хорошо переносит вытаптывание. Распространяется семенами, но может укореняться и обломками стебля. Встречается в населённых пунктах и по железным дорогам. В Оренбургской обл. обнаруживается в крупных городах и посёлках, особенно при наличии железнодорожных станций, в цветниках и палисадниках, куда, возможно, интродуцируется с посадочным материалом. В южных районах Предуралья (Илекский, Соль-Илецкий р-ны) обычен вдоль дорог, обнаруживается также в посевах. Предпочитает лёгкие почвы. Редок в восточных районах и в горной зоне. Формирует монодоминантные ценозы.

Setaria pumila и *S. viridis* – два однолетних сорных злака рода *Setaria*, гемикосмополиты, происхождение неизвестно. Оба вида засоряют поля, огороды, залежи, нередко встречаются в населённых пунктах и вдоль дорог. В Оренбургской обл. более распространён *S. viridis*, который можно встретить во всех районах области, это злостный сорняк полей и огородов. *S. pumila* более редок и распространён в основном в северо-западных районах. Формирует монодоминантные ценозы.

Sisymbrium loeselii – ещё один широко распространённый в Евразии сорный одно- или двулетник, по происхождению, видимо, югозападно- и среднеазиатский. Включён в «чёрную сотню» инвазионных растений РФ [Виноградова и др., 2015]. Встречается по разнообразным мусорным местам в населённых пунктах, окраинам полей, обочинам

дорог и т. п. В естественных сообществах практически не натурализуется. В Оренбургской обл. обычен и повсеместен. Формирует монодоминантные ценозы.

Статус 4 (потенциально инвазионные виды). Этот статус предложен нами для следующих 18 видов: *Ambrosia psyllostachya* DC., *Bryonia alba* L., *Cerasus vulgaris* L., *Collomia linearis* Nutt., *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, *Galega orientalis* Lam., *Galinsoga parviflora* Cav., *Helianthus tuberosus* L., *Juncus tenuis* Willd., *Oenothera biennis* L., *Prunus tomentosa* Thunb., *Rosa rugosa* Thunb., *Rudbeckia lacinata* L., *Senecio viscosus* L., *Symphotrichum salignum* (Willd.) G. L. Nesom, *Solidago canadensis* L., *Sisymbrium altissimum* L., *Thladiantha dubia* Bunge.

Большинство представителей этой группы – не так давно проникли на территорию Оренбургской обл. или имеют ограниченное распространение вследствие не оптимальных для них условий местообитания. В будущем, возможно, эти виды расширят свой вторичный ареал в регионе. Из этой группы отметим наиболее вредоносные и потенциально способные к широкому расселению виды. Из рода *Ambrosia* в Оренбургской обл. можно встретить изредка *Ambrosia psyllostachya*, карантинное сорное растение с аллергенной пылью. Из древесных видов к этой группе принадлежат североамериканский *Fraxinus pennsylvanica*, который культивируется в городских, лесозащитных посадках, откуда распространяется семенами. В Оренбургской обл. встречается чаще в центральных и западных районах. Из культуры дичают также такие виды, как *Bryonia alba*, *Helianthus tuberosus*, *Rudbeckia lacinata*, *Solidago canadensis*, *Sisymbrium altissimum*, *Thladiantha dubia* и др. Пока они представлены ограниченным числом локалитетов, но в будущем их ареал может расширяться, вследствие чего данным видам может быть придан более высокий инвазионный статус.

Заключение

Таким образом, во флоре Оренбургской обл. достоверно установлено наличие 63 чужеродных видов растений с выраженным инвазионным потенциалом. Из них 10 клю-

чевых видов (статус 1), 12 видов активно натурализуются в естественных и полуестественных фитоценозах с расширением занятой площади (статус 2), 23 вида встречаются в нарушенных синантропных фитоценозах (статус 3), 18 потенциально-инвазионных видов растений (статус 4).

Большинство инвазионных видов растений Оренбуржья являются монокарпиками, из них 28 видов – однолетники и 8 видов – двулетники; 18 видов – травянистые многолетники; 8 видов являются древесно-кустарниковыми растениями; один вид – гидрофит. По происхождению преобладают североамериканские (28 видов), средиземноморские (11 видов) и ирано-туранские (10 видов) растения.

Расселение на территории Оренбуржья инвазионных видов растений во многом обусловлено сельскохозяйственной деятельностью и декоративным садоводством. Дальнейшее расселение большинства из них происходит естественным способом: воздушными и/или водными потоками (*Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Echinocystis lobata*, *Elodea canadensis*, *Hordeum jubatum* и др.), за счёт активного вегетативного размножения (*Lepidium draba*, *Rhaponticum repens*, *Solidago canadensis* и др.), зоо- или орнитохории (*Eleagnus angustifolia*, *Xanthium orientale* и др.), а также на колёсах автомобилей и сельскохозяйственной техники (*Ambrosia trifida*, *A. psilostachya*, *Bromus squarrosus*, *Iva xanthiifolia*, *Eragrostis minor* и др.). Довольно много видов дичают из культуры. Большинство выявленных инвазионных и потенциально инвазионных видов являются сорными растениями в населённых пунктах, с конкурентными преимуществами над аборигенной синантропной флорой, поскольку образуют устойчивые моно- или полидоминантные сообщества, препятствующие естественной смене нарушенных сообществ. Пыльца *Ambrosia psilostachya*, *A. trifida*, *Acer negundo*, *Iva xanthiifolia* и др. во время массового цветения нередко вызывает аллергические реакции у населения региона. Одним из векторов инвазии являются также и пути сообщения. По железнодорожным и автомобильным путям активно расселяются *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Conyza canadensis*, *Eragros-*

tis minor, *Hordeum jubatum*, *Portulaca oleracea* и др. Также своеобразными «проводниками» инвазионных видов растений в степной зоне являются противопожарные полосы вокруг лесных массивов, дорог и населённых пунктов. В подобных местообитаниях активно расселяются: *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *Erigeron canadensis*, *Helianthus lenticularis*, *Iva xanthiifolia*, *Setaria pumila*, *S. viridis*, *Xanthium orientale* и др.

Можно отметить, что в «чёрный список» флоры Оренбургской обл. нами включён целый ряд видов, не представленных или мало представленных в других регионах Южного Урала, например, *Centaurea diffusa*, *Eragrostis minor*, *Rhaponticum repens*, *Sisymbrium volgense*, *Helianthus lenticularis*, *Portulaca oleracea*, *Phragmites altissimus* и др. Это нередко засухоустойчивые виды более южного происхождения, приспособленные к дефициту влаги и устойчивые к засолению и антропогенному стрессу. Это свидетельствует о том, что, несмотря на не самые благоприятные по соотношению влаги и температур природные условия степной зоны Оренбуржья для произрастания большинства инвазионных видов, инвазибельность экосистем в этой зоне довольно высокая, так как происходит отбор более южных чужеродных видов (особенно видов с C4 типом фотосинтеза) и видов широкой экологии, приспособленных к самым разным условиям произрастания, в том числе к дефициту влаги. Приведённый «чёрный список» требует дополнительных исследований для уточнения инвазионного статуса отдельных видов.

Финансирование работы

Работа выполнена по теме «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования» в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН № 075-03-2022-001 от 14.01.2022 г.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Абрамова Л.М. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз // Экология. 2012. № 5. С. 1–7.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Инвазивные растения Республики Башкортостан: «чёрный список», библиография // Известия Уфимского научного центра РАН. 2016. № 2. С. 54–61.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Чёрная книга флоры Республики Башкортостан. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2021. 174 с.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Хазиахметов Р.М. Инвазивные растения Оренбургской области // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 1 (63). С. 184–186.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Баймурзина З.М., Крюкова А.В. Некоторые особенности биологии и экологии инвазионного вида *Hordeum jubatum* L. (Poaceae, Liliopsida) на Южном Урале // Поволжский экологический журнал. 2019. № 1. С. 3–16. DOI: 10.35885/1684-7318-2019-1-3-16.
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Голованов Я.М., Жигунов О.Ю., Анищенко И.Е., Шигапов З.Х. Особенности биологии и экологии лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia* L.) на территории Южного Урала // Сибирский экологический журнал. 2021. № 5. С. 557–568. DOI 10.15372/SEJ20210505
- Абрамова Л.М., Мустафина А.Н., Нурмиева С.В., Голованов Я.М. К биологии и экологии горчака ползучего (*Acroptilon repens*) на Южном Урале // Экосистемы. 2020. Вып. 21. С. 75–84. DOI: 10.37279/2414-4738-2020-21-75-84.
- Атлас Оренбургской области. М: Просвещение, 2003. 32 с.
- Баранова О.Г., Бралгина Е.Н., Колдомова Е.А., Маркова Е.М., Пузырёв А.Н. Чёрная книга флоры Удмуртской Республики / Под ред. О.Г. Барановой. Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 2016. 67 с.
- Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верховина А.В., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Майоров С.Р., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырёв А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Рябовол С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М. Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терёхина Т.А., Трemasова Н.А.,

- Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. «Чёрная сотня» инвазионных растений России // Информационный бюллетень Совета ботсадов России. 2015. Вып. 4 (27). С. 85–89.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. Чёрная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: Товарищество научных изданий, 2011. 292 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гельтман Д.В. Крапива – *Urtica L.* // Флора Восточной Европы. СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. Т. 11. С. 45–49.
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Материалы к списку инвазионных растений флоры Оренбургской области. Сообщение 1. // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2019. № 1. С. 1–10. DOI:10.32516/2303-9922.2019.29.1
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Материалы к «чёрным спискам» Оренбургской и Челябинской областей. Сообщение 2. // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2020. № 4 (36). С. 117–123. DOI: 10.32516/2303-9922.2020.36.4
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Находки инвазионных видов растений на юго-востоке Оренбургской области. Сообщение 3 // Вестник Оренбургского педагогического университета. 2022а. № 1 (41). С. 1–10. DOI: 10.32516/2303-9922.2022.41.1
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Находки инвазионных видов растений на северо-западе Оренбургской области и юге Республики Татарстан // Бюллетень ГНБС. 2022б. № 142. С. 37–51. DOI: 10.36305/0513-1634-2022-142-37-51
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Находки инвазионных видов растений на юго-западе Оренбургской области. Сообщение 4. // Вестник Оренбургского педагогического университета. 2023а. № 1 (42). С. 6–18. DOI: 10.32516/2303-9922.2023.42.1
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Находки адвентивных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан и Оренбургская область) // Растительный мир Азиатской России. Вестник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. 2023б. Т. 16. № 1. С. 66–71. DOI: 10.15372/RMAR20230106
- Голованов Я.М., Абрамова Л.М., Ямалов С.М. О находке тростника высочайшего (*Phragmites altissimus* (Benth.) Mabilite) на Южном Урале (Оренбургская область) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2019. Т. 13. № 1. С. 114–118. DOI: 10.24411/2072-8816-2019-10044
- Григорьевская А.Я., Лепёшкина Л.А., Владимиров Д.Р., Сергеев Д.Ю. К созданию Чёрной книги Воронежской области // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 8–26.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 1. С. 2–8.
- Колтунова А.И., Кузьмин Н.И. Клён ясенелистный (*Acer negundo L.*) в Оренбуржье // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 5 (67). С. 211–213.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Меркер В.В. О некоторых натурализовавшихся видах древесных растений в Челябинской области // Вестник Челябинского государственного университета. 2005. Т. 12. № 1. С. 43–47.
- Меркер В.В. Инвазивные и потенциально инвазивные виды интродуцированной дендрофлоры Челябинской области // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы. Труды Международной научно-практической конференции, посвящённой 125-летию кафедры ботаники. Томск, 2013. С. 115–117.
- Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. М.: Росгоскарантин, 2001. 280 с.
- Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–86.
- Панасенко Н.Н. Чёрный список флоры Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Т. 7. № 2. С. 127–132.
- Папченков В.Г. О распространении *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile (Poaceae) // Российский журнал биологических инвазий. 2008. Т. 1. № 1. С. 36–41.
- Пикалова Е.В. Биология и распространение основных очагов *Ambrosia trifida L.* на территории Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 10 (185). С. 55–58.
- Пикалова Е.В. Семенная продуктивность *Ambrosia trifida L.* в условиях Оренбургского Предуралья // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2017. № 1 (21). С. 43–48.
- Пикалова Е.В. Распространение и морфометрия *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen и *Ambrosia trifida L.* в центральных районах Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2019. № 1 (29). С. 22–29. DOI: 10.32516/2303-9922.2019.29.3
- Пикалова Е.В. Морфометрические параметры и семенная продуктивность *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen и *Ambrosia trifida L.* в условиях Оренбуржья // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2020. № 4 (36). С. 184–195. DOI: 10.32516/2303-9922.2020.36.9
- Пикалова Е.В. Состояние ценопопуляций и распространение *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. в Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2021. № 1 (37). С. 48–57. DOI: 10.32516/2303-9922.2021.37.4

- Пикалова Е.В., Сафонов М.А. *Ambrosia trifida* L. в степной зоне Южного Урала // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2014. № 4 (12). С. 82–85.
- Сагалаев В.А. К инвентаризации инвазивных видов флоры Волгоградской области // Вестник Тверского ГУ. Серия «Биология и экология». 2013. Т. 32, вып. 31. С. 102–105.
- Стецук Н.П., Шонина С.М., Кухлевская Ю.Ф. Древесные интродуценты в озеленении г. Оренбурга // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 2011. № 44. Т. 2 С. 153–158.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярославский педагогический вестник. 2012. Сер. 3 (Естественные науки). № 1. С. 103–111.
- Третьякова А.С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–69.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А. Чёрная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых, 2021. 200 с.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Тайсумов М.А., Шхагапсоева К.А. Чёрный список флоры Чеченской Республики // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 3. С. 186–200. DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-186-200
- Цвелёв Н.Н. 2011. О родах тростник (*Phragmites* Adans.) и змеёвка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (Poaceae) в России // Новости систематики высших растений. Т. 43. С. 30–44.
- Эбель А.Л., Куприянов А.Н., Стрельникова Т.О., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антипова С.В., Буко Т.Е., Верхозина А.В., Доронькин В.М., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Кирина А.О., Ковригина Л.Н., Ламанова Т.Г., Михайлова С.И., Ножинков А.Е., Пликина Н.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Тарасова И.В. и др. Чёрная книга флоры Сибири. Новосибирск: ГЕО, 2016. 440 с.
- Abramova L.M., Agishev V.S., Khaziakhmetov R.M. Immigration of *Acer negundo* L. (Aceraceae) into the Floodplain Forests of the Northwest of the Orenburg Oblast // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 3. P. 199–204. DOI: 10.1134/S2075111719030020
- Abramova L.M., Agishev V.S., Khaziakhmetov R.M., Shigapov Z.Kh. Invasion of the Ash-Leaved Maple (*Acer negundo* L.) in the Buzulukskiy Bor National Park // Arid Ecosystems. 2022. Vol. 12, No. 3. P. 279–285. DOI: 10.1134/S2079096122030027
- Abramova L.M., Chernyagina O.A., Devyatova E.A. Invasive species in Kamchatka: distribution and communities // Botanica Pacifica. 2017. Vol. 6. No. 1. P. 3–12. DOI: 10.17581/bp.2017.06101.
- Abramova L.M., Pikalova E.V., Nurmieva S.V. Secondary range of *Ambrosia trifida* L. in the Southern Urals (Bashkortostan Republic and Orenburg Region) // Skvortsovia. 2016. Vol. 3 (2). P. 58–62.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Arianoutsou M., Essl F., Hejda M., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy David, Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80 (2). P. 101–149.
- Merker V., Abramova L., Golovanov Ya. Development of the “black list” of the flora for the Chelyabinsk region of Russia // E3S Web of Conferences. 2023. 389. 02026. DOI: 10.1051/e3sconf/202338902026
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Montserrat V. More than “100 worst” alien species in Europe // Biological Invasions. 2018. Vol. 20 (6). P. 1611–1621. DOI: 10.1007/s10530-017-1651-6
- Saccone P., Girel J., Pages J.-P., Brun J.-J., Michalet R. Ecological resistance to *Acer negundo* invasion in a European riparian forest: relative importance of environmental and biotic drivers // Applied Vegetation Science. 2013. Vol. 16 (2). P. 184–192. DOI: 10.1111/j.1654-109X.2012.01227.x
- Starodubtseva E.A., Morozova O.V., Grigorjevskaja A.J. Materials for the Black Book of Voronezh oblast // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5. No. 3. P. 206–216. DOI: 10.1134/S2075111714030114.
- Vinogradova Yu.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O.A., Chubar E.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Khoreva M.G., Kotenko O.V., Marchuk E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A., Sheiko V.V., Kudryavtseva E.P., Krestov P.V. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments // Botanica Pacifica. 2020. Vol. 9. No. 1. С. 103–129. DOI: 10.17581/bp.2020.09107

MATERIALS TO THE “BLACK BOOK OF FLORA OF THE ORENBURG REGION”

© 2023 Abramova L.M.*, Golovanov Ya.M.

South-Ural Botanical Garden-Institute – Sub-division of the Ufa Federal Research Centre of the RAS, Ufa, 450080,
Russian Federation
e-mail; *abramova.lm@mail.ru

“Black list” of the flora of the Orenburg region, including 63 species of invasive plants, was compiled. According to the recommendations for the maintenance of regional black books, the “black list” species are divided into four groups according to their invasive status. Ten key species (1st status) are able to change the structure and composition of plant communities, 12 species of the 2nd invasive status are actively naturalizing in natural and semi-natural habitats, 23 species of the 3rd invasive status have dispersed in anthropogenic habitats. 18 species are potentially invasive (status 4). The article is a phase of preparation of the regional “Black Book of Flora of the Orenburg Region” and contributes to the study of invasion processes in the Southern Urals and in the Russian Federation in general. The information can be used for taking measures of verification of the number of dangerous invasive species in order to reduce ecological and economic damage due to their invasions.

Keywords: biological invasions, alien species, “black list”, Orenburg region.

ПОТЕНЦИАЛ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОРИЧНЕВОГО МРАМОРНОГО КЛОПА *HALYOMORPHA HALYS* (НЕТЕРОПТЕРА: РЕНТАТОМИДАЕ) В ЕВРОПЕ, ОПРЕДЕЛЁННЫЙ НА ОСНОВЕ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРАНИЦ ЕГО АРЕАЛА

© 2023 Афонин А.Н.^а, *, Мусолин Д.Л.^б, **

^а ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова»,
Санкт-Петербург, 194021, Россия

^б European and Mediterranean Plant Protection Organization, Paris, 75011, France
e-mail: *afonin-biogis@yandex.ru; **musolin@gmail.com

Поступила в редакцию 25.05.2023. После доработки 03.10.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Halyomorpha halys – вредоносный инвазионный вид полужесткокрылых насекомых. На основе данных о находках *H. halys* в естественном (Восточная Азия) и инвазионном (Северная Америка и Европа) ареалах и сопоставления их с картами факторов среды выявлены эколого-географические границы распространения вида и уточнены пределы его экологической толерантности по отношению к основным лимитирующим распространение этого вида факторам среды. Более длительная история инвазии в Северной Америке, особенности пространственного распределения факторов среды и местоположения первоначального проникновения позволили виду полнее освоить свою потенциальную экологическую нишу на Североамериканском континенте по сравнению с Европой. Сравнительный эколого-географический анализ современного распространения *H. halys* в Северной Америке позволил оценить ближайшие перспективы распространения вида в Европе. Продвижение инвайдера в Европе в условиях современного климата может происходить в восточном направлении – по территории Украины, на юг Беларуси и на юго-западе Российской Федерации. Границы этого продвижения будут связаны прежде всего со способностью *H. halys* адаптироваться к неблагоприятным зимним и аридным условиям. В пределах крупных городов, являющихся островами тепла, не исключена возможность образования самоподдерживающихся популяций *H. halys* вплоть до 55° с. ш. При этом значительные территории в Восточной Европе характеризуются пессимальными для *H. halys* значениями одновременно по совокупности нескольких факторов среды. Это может сдерживать дальнейшее распространение вида в Европе, затруднить натурализацию и снизить встречаемость *H. halys* в обозначенных регионах.

Ключевые слова: *Halyomorpha halys*, ареал, биологическая инвазия, моделирование экологической ниши, пределы толерантности, эколого-географический анализ, экологическая ниша, эколого-географические границы.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-16-33

Введение

Коричневый мраморный клоп *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) – вредоносный вид полужесткокрылых насекомых семейства щитников (Heteroptera: Pentatomidae). В настоящее время он распространен в трёх анклавах Северного полушария: восточноазиатском, европейском и североамериканском [Lee, 2015; Hamilton et al., 2018; Musolin et al., 2022].

Центр происхождения вида – Восточная Азия [Hamilton et al., 2018]. Вид очень мобилен благодаря своей исключительной способности проникать в средства транспорта и гру-

зы, предназначенные для транспортировки, а также ярко выраженным лётным качествам имаго [Lee, Leskey, 2015; Wiman et al., 2015; Hamilton et al., 2018]. В Северной Америке *H. halys* впервые отмечен в 1996 г. [Hoebeke, Carter, 2003], в Европе – позднее, в 2004 г. [Arnold, 2009; хронологию см.: Musolin et al., 2022].

На распространение *H. halys* влияют как естественные, так и антропогенные факторы. Основные факторы среды, лимитирующие распространение *H. halys*, – это недостаточ-

ная теплообеспеченность, препятствующая прохождению полного цикла развития насекомого в течение одного вегетационного сезона [Nielsen et al., 2008; Lee et al., 2013; Musolin et al., 2019], неблагоприятные условия зимовки (в первую очередь – низкие зимние температуры, приводящие к гибели имаго от вымерзания или холодового шока) [Cira et al., 2016], и недостаточная для существования клопа и его кормовой базы влагообеспеченность. Также быстрой и успешной натурализации *H. halys* вне его естественного ареала нередко препятствует несоответствие врожденной фотопериодической реакции и особенностей динамики длины дня в регионах инвазии [Saulich, Musolin, 2018], поскольку сокращение длины дня в конце лета служит сигналом для формирования зимней имагинальной диапаузы у данного вида [Yanagi, Nagihara, 1980; Musolin et al., 2019]. Важной отличительной особенностью вида является способность зимовать в постройках, что смягчает условия зимовки [Hamilton et al., 2018] и способствует распространению этого в целом теплолюбивого вида и образованию его устойчивых популяций в населённых пунктах в зонах с низкими зимними температурами. В условиях аридных зон устойчивые популяции вида формируются на фрагментах городского орошаемого озеленения.

Пофакторный эколого-географический (далее – ЭГ) анализ и информация, получаемая с учётом ЭГ границ распространения вида, позволяют уточнять ключевые параметры ЭГ ниши вида, такие как экологические амплитуды и пределы толерантности, исследовать фундаментальные закономерности, например, оценить влияние комбинаций песимальности и оптимальности факторов среды на распространение и встречаемость вида [Nix, 1986; Booth et al., 2014; Афонин и др., 2021].

В европейский анклав вид попал сравнительно недавно и пока ещё не занял всю свою потенциальную ЭГ нишу. Поэтому сравнительный ЭГ анализ границ распространения *H. halys* и прогноз его потенциального распространения в Европе базируются на совокупности данных, полученных в разных частях как естественного, так и инвазионного

ареала, в которых вид наиболее полно занял свою ЭГ нишу.

Цели данного исследования: выявить ЭГ границы распространения *H. halys*, оценить пределы экологической толерантности этого вида к лимитирующим его распространение факторам среды и уточнить ЭГ потенциал и перспективы распространения *H. halys* в Европе.

Материалы и методы

Данные о распространении *H. halys* и отбор местонахождений вида для ЭГ анализа. На первом этапе эколого-географического анализа при выявлении ЭГ границ вида была использована информация об известных местонахождениях *H. halys* из базы данных (далее – БД) iNaturalist [iNaturalist..., 2022] и литературных источников [Zhu et al., 2012]. В первоначальном наборе присутствовало 32 408 точек с геоинформационной привязкой. Точки были прорежены по сетке с делением 0.2 градуса земной дуги. Такое прореживание уменьшает деформацию массива экстрагированных значений факторов среды, возникающую в городах, для которых характерно повышенное количество местонахождений, что может быть связано не с особой благоприятностью экологических условий, а с большим количеством корреспондентов, подающих сведения в базы данных. После генерализации осталось 4 723 точки, которые были использованы для предварительного ЭГ анализа с целью выявления ЭГ границ и пределов толерантности *H. halys*. Дальнейшую валидацию известных местонахождений и более прецизионный отбор точек для последующего уточняющего ЭГ анализа проводили на ключевых участках ЭГ границ после их выявления.

Экологические карты. Температурные карты составляли по материалам дистанционного зондирования Земли – по среднемесячным температурам поверхности (LST), измеренным спектрорадиометром Modis (Mod11C3) [Wan et al., 2015]. Нижним температурным порогом активного развития европейской популяции *H. halys* считали +13.3 °C [Musolin et al., 2019]. Карты суммы эффективных температур от этого порога ($CЭТ_{13.3}^{\circ C}$)

готовили с использованием слоёв средних среднемесячных температур по методике Афонин и др. [Афонин, Милютин, Мусолин, в печати]. Слои средних среднемесячных температур поверхности рассчитывали как среднее дневных и ночных температур: $(LST_{day01} + LST_{night01})/2$. За показатель зимнего стресса выбрали средние минимальные (ночные) температуры января, усреднённые за период 2001–2020 гг. Усреднённый растр рассчитали на основе ежегодных среднемесячных январских слоёв ночных температур ($LST_{night01}$) также взятых из набора данных Modis (Mod11C3) [Wan et al., 2015].

В качестве показателя влагообеспеченности использовали индекс состояния растительного покрова – июльский слой NDVI (Mod13C2; усреднение за период 2001–2020 гг.) [Didan, 2015], который более детально, по сравнению с картами осадков, отражает влагообеспеченность в аридных зонах.

Для учёта влияния антропогенного фактора на распространение *H. halys* использовали глобальный слой урбанизированных территорий, составленный по показателю интенсивности ночного освещения территорий [Small et al., 2018; Small, CIESIN, 2022].

Все использованные глобальные растровые слои экологических карт были приведены к границам сцены, пространственному разрешению и проекции глобальных слоёв Modis (Mod11C3 и Mod13C2): разрешение 0.05 градуса земной дуги, проекция общегеографическая.

Фрагменты экологических карт представлены в графическом формате [EcoMaps_Nh, 2023].

Технология ЭГ анализа и моделирования ниши. ЭГ анализ проводили по базовой методике анализа и моделирования экологической ниши вида [Nix, 1986; Booth et al., 2014; модификация: Афонин, Соколова, 2018; Афонин и др., 2021].

ЭГ амплитуды и предварительные диапазоны экологической толерантности *H. halys* были определены по совокупности значений факторов среды, экстрагированных в 4 723 предварительно отобранных местонахождениях вида (см. Результаты, раздел «ЭГ анализ распространения вида»). Уточнение преде-

лов толерантности вида к каждому отдельному фактору среды проводили на ключевых фрагментах ЭГ границ распространения вида, определяемых соответствующим лимитирующим фактором среды. Ключевыми считали протяжённые равнинные фрагменты ЭГ границ, определяемые одним из факторов среды при условии экологической оптимальности или пригодности для вида на этих фрагментах остальных учитываемых факторов среды. Местонахождения *H. halys*, расположенные возле ключевых фрагментов ЭГ границ, валидировали путём визуального подтверждения видовой принадлежности особей и присутствия личинок вида по фотографиям в БД iNaturalist. Присутствие личинок на конкретной территории считали более доказательным подтверждением натурализации вида по сравнению с обнаружением исключительно имаго. Самое экстремальное значение фактора среды, экстрагированное из местонахождений *H. halys* вблизи ключевого фрагмента границы и валидированное, принимали за предел ЭГ толерантности вида к соответствующему лимитирующему фактору.

Встречаемость вида рассчитывали как отношение количества обнаружений *H. halys* в интервале значений экологического фактора к площади соответствующего интервала. Встречаемость вида максимальна в диапазоне оптимума и снижается в диапазонах пессимума. Значения встречаемости нормализовались: за единицу была принята встречаемость *H. halys* в интервале ЭГ оптимума; в градациях пессимума она варьирует в значениях от 0 до 1. При создании карты потенциальная встречаемость вида в градиенте фактора среды аппроксимировалась соответствующими математическими функциями. Полученные формулы были использованы для пересчёта значений факторов среды в показатели вероятности встречаемости. Карты вероятности встречаемости, рассчитанные в градиентах отдельных факторов среды, были объединены в итоговую растровую карту таким образом, что каждой ячейке итогового растра присваивалось значение вероятности встречаемости по тому фактору, который имел в рассматриваемой ячейке минимальное значение в сравнении с остальными ли-

митирующими факторами, что соответствует закону минимума Либиха [von Liebig, 1840]. Конкретный пример расчёта вероятности встречаемости представлен в разделе «Выявление границ ЭГ пессимумов и расчёт вероятности встречаемости *H. halys*».

При анализе и составлении карт использовали ПО Idrisi Selva 17 [Eastman, 2009].

Результаты

ЭГ анализ распространения вида. С учётом экстрагированных в местонахождениях вида значений факторов среды построены диаграммы количества местонахождений *H. halys* в градациях значений каждого экологического фактора. Диаграммы имеют характерные куполообразные формы (рис. 1) и, по сути, являются ЭГ амплитудами вида, аппроксимируя экологические амплитуды *H. halys* по отношению к определяющим распространение вида факторам среды. На этапе предварительного анализа за условные пределы ЭГ толерантности (условные ЭГ минимум и максимум) приняты 2- и 98-перцентильные значения в массивах всех экстрагированных значений (4 723 точек) по каждому рассматриваемому фактору (рис. 1, таблица).

Значения факторов среды экстрагированы с экологических карт в 4 723 местонахождениях вида (А). На оси абсцисс диаграмм (В) показаны градации значений факторов (верхняя панель – по теплообеспеченности, показатель $CЭT_{13.3}^{\circ C}$, интервалы 100 градусо-дней; средняя панель – по зимним температурам, показатель $LST_{night01}$, интервалы: 1 °C; нижняя панель – по влагообеспеченности, показатель $NDVI$, интервалы: 0.02). На оси ординат – количество местонахождений вида в заданных градациях значений экологического фактора. Красными линиями показаны условные эко-

лого-географические минимумы (2-перцентильные) и максимумы (98-перцентильные).

Выявление ЭГ границ распространения *H. halys*. Изолинии, проведённые по 2- и 98-перцентильным значениям, были рассмотрены как предварительные ЭГ границы вида по каждому из факторов среды (рис. 2). Некоторые фрагменты границы распространения *H. halys* могут определяться одновременным воздействием нескольких лимитирующих факторов. На рис. 2 эти участки представлены перекрещивающимися лево-, праводиагональными и/или горизонтальными штриховками. Территория, выделяемая как экологически пригодная одновременно по всей совокупности лимитирующих факторов (отмечена зелёной заливкой), является по сути проекцией экологической ниши *H. halys* на реальное географическое пространство экологических факторов среды и представляет абрис потенциальной **эколого-географической ниши *H. halys***.

На карте (рис. 2) видно, что ЭГ границы распространения *H. halys* определяются на протяжённых фрагментах нередко только одним из факторов среды, находящимся в экологическом минимуме или максимуме и являющимся для данного фрагмента границы лимитирующим и определяющим её конфигурацию; остальные факторы при этом характеризуются экологически пригодными значениями. Такие протяжённые фрагменты могут служить ключевыми **участками ЭГ границ**, а значения соответствующего фактора, экстрагированные из расположенных вблизи них местонахождений, позволяют уточнить пределы экологической толерантности вида по рассматриваемому фактору.

Выбор ключевых участков ЭГ границ производим в ходе регионального анализа.

Таблица. Предварительные условные значения ЭГ минимумов и максимумов *Halyomorpha halys* (пределы ЭГ толерантности)

Параметр	Условный ЭГ минимум (2%)	Условный ЭГ максимум (98%)
Теплообеспеченность ($CЭT_{13.3}^{\circ C}$), градусо-дни	454	3 390
Среднемесячная январская ночная температура поверхности ($LST_{night01}$), °C	-14.2	+10.9
Влагообеспеченность (индекс $NDVI$)	0.34	–

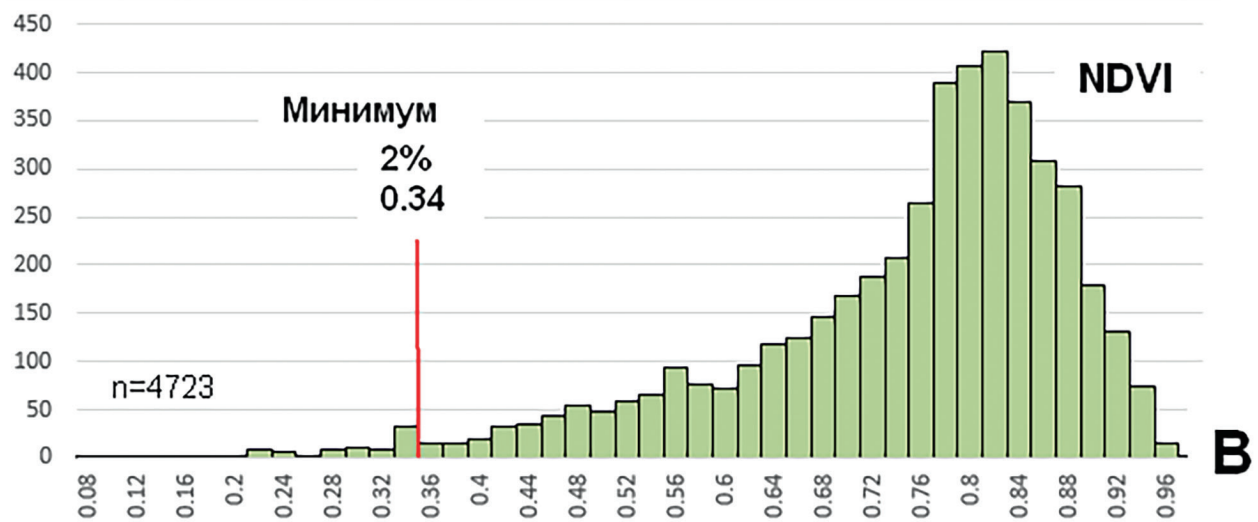
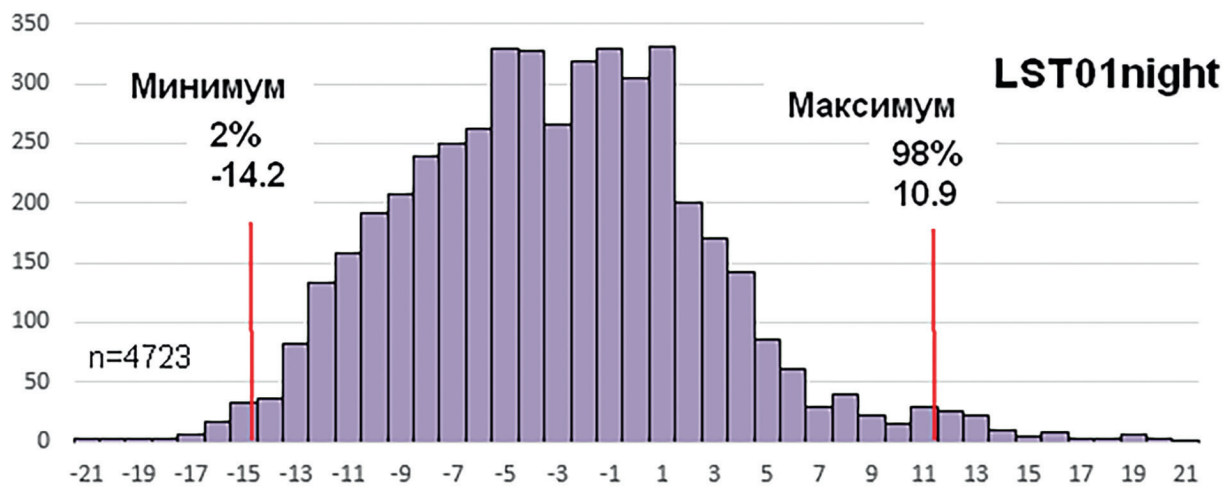
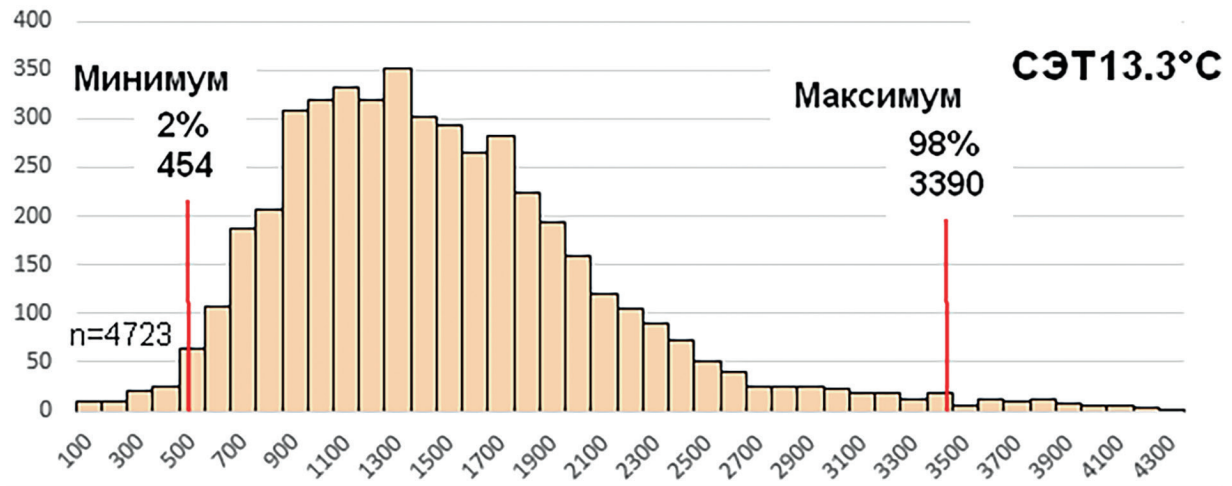
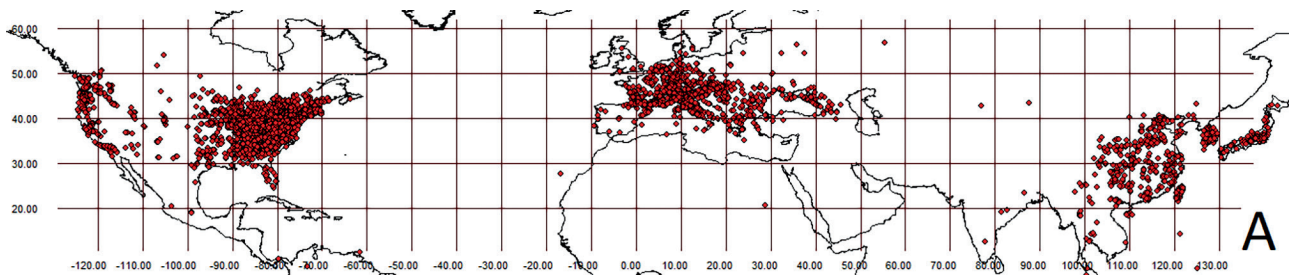


Рис. 1. Эколого-географические амплитуды *Haluomorpha halys* по факторам теплообеспеченности (SET_{13.3} °C), зимних температур (LSTnight01) и влагообеспеченности (по показателю NDVI).

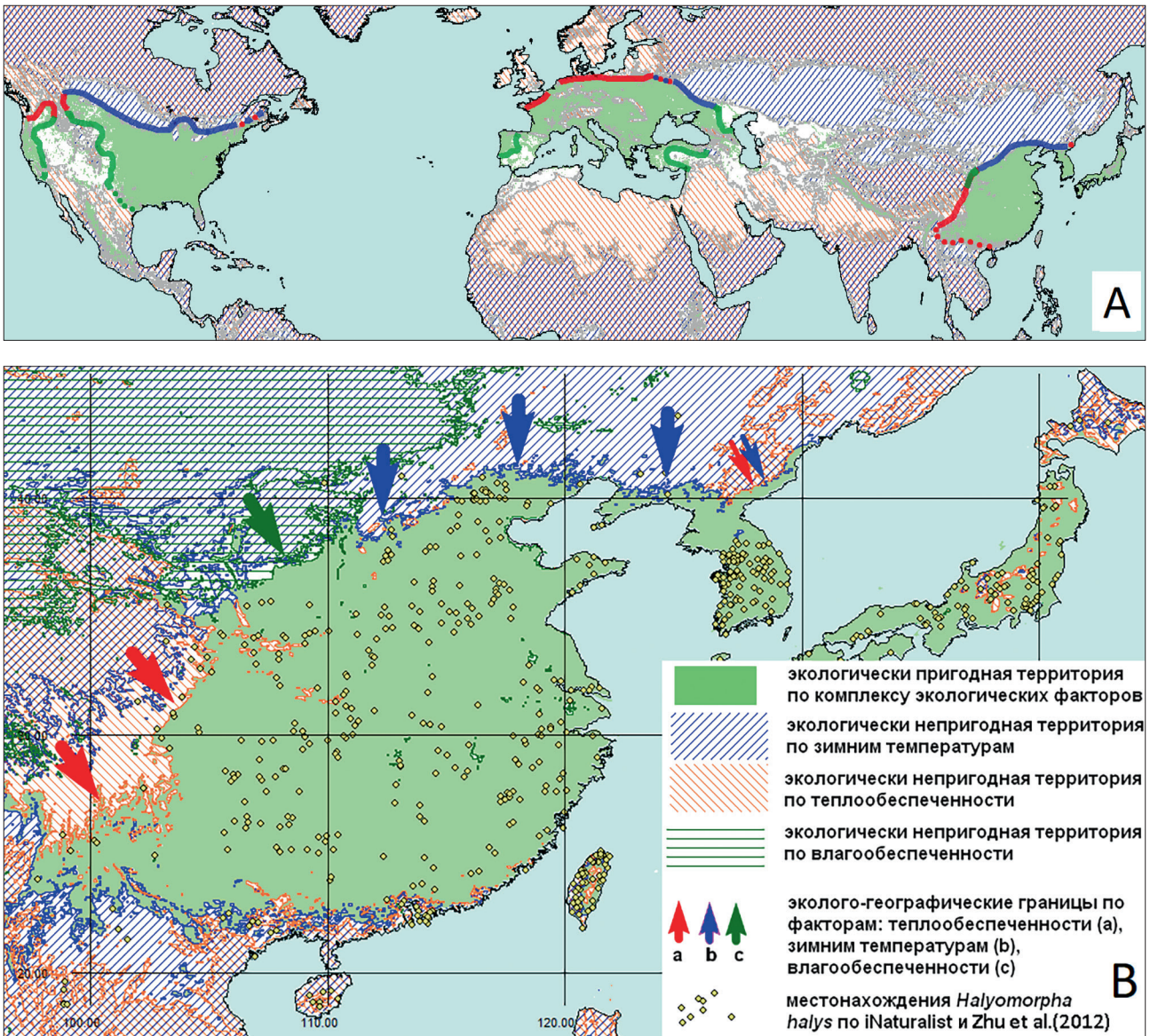


Рис. 2. Эколого-географические границы распространения *Halyomorpha halys* в Северном полушарии (А) и в Восточной Азии (В).

Направление градиента и протяжённость ЭГ границ по каждому из лимитирующих распространение *H. halys* факторов среды во всех трёх анклавах отличается: например, северный предел распространения *H. halys* в Европе определяется недостаточной теплообеспеченностью, а в Северной Америке – преимущественно низкими зимними температурами. Недостаточная влагообеспеченность лимитирует распространение *H. halys* в Северной Америке в западном направлении, а в Европе – преимущественно в южном и юго-восточном. Это связано с региональными особенностями распределения экологических факторов среды. Рассмотрим их подробнее.

ЭГ границы *H. halys* в Восточной Азии.
 На родине *H. halys* в Восточной Азии вид распространён в Китае, Северной и Южной Корее, Японии, а также отмечается в странах Юго-Восточной Азии [Lee, 2015; Hamilton et al., 2018]. Ландшафтное многообразие региона создаёт такую конфигурацию градиентов факторов среды, что северный предел распространения *H. halys* в континентальной части определяется низкими зимними температурами (рис. 2В). На северо-западе расположена пустыня Гоби; здесь распространение *H. halys* сдерживает недостаточная влагообеспеченность. Далее к югу на отрогах Гималаев недостаточная теплообеспеченность предвещает воздействие низких температур и

служит основным фактором, определяющим границу распространения *H. halys* (рис. 2В).

Первичный ареал вида мог бы служить источником ценнейшей информации для ЭГ анализа распространения *H. halys*, особенно для уточнения экологического минимума по зимним температурам и экологических максимумов по температурным факторам. К сожалению, малое количество корреспондентов данных о местонахождениях этого и других видов в Восточной Азии делает доступную информацию фрагментарной и недостаточной для анализа.

ЭГ границы распространения *H. halys* в Северной Америке и уточнение предела экологической толерантности к низким зимним температурам. Проникновение *H. halys* в Северную Америку произошло раньше, чем в Европу [Ноебеке, Carter, 2003; Arnold, 2009]. Поэтому можно предположить, что к настоящему времени в Северной Америке вид более полно занял свою потенциальную экологическую нишу. В связи с этим, пределы ЭГ толерантности *H. halys* по некоторым лимитирующим его распространение факторам среды могут с большей точностью

быть определены в Северной Америке, чем в Европе, и таким образом представлять прогностическую ценность для определения потенциальных границ его инвазионного ареала в Европе.

Экологическим барьером для продвижения *H. halys* на север Североамериканского континента служит воздействие низких зимних температур и недостаточная теплообеспеченность периода активного развития. Градиенты этих двух факторов в Северной Америке однонаправленны; при этом ЭГ минимумы по зимним температурам часто предвзвешивают минимумы по теплообеспеченности (рис. 3).

Ключевой фрагмент ЭГ границы, определяемый неблагоприятными зимними условиями и позволяющий уточнить экологический минимум *H. halys* по отношению к низким зимним температурам, приходится в Америке на равнинные территории Канады (провинции Квебек и Онтарио) и на северные американские штаты (Миннесота, Висконсин, Мичиган, Вермонт, Нью-Хемпшир, Мэн). Для этой территории, по сведениям БД iNaturalist, подтвержденным фотографиями,

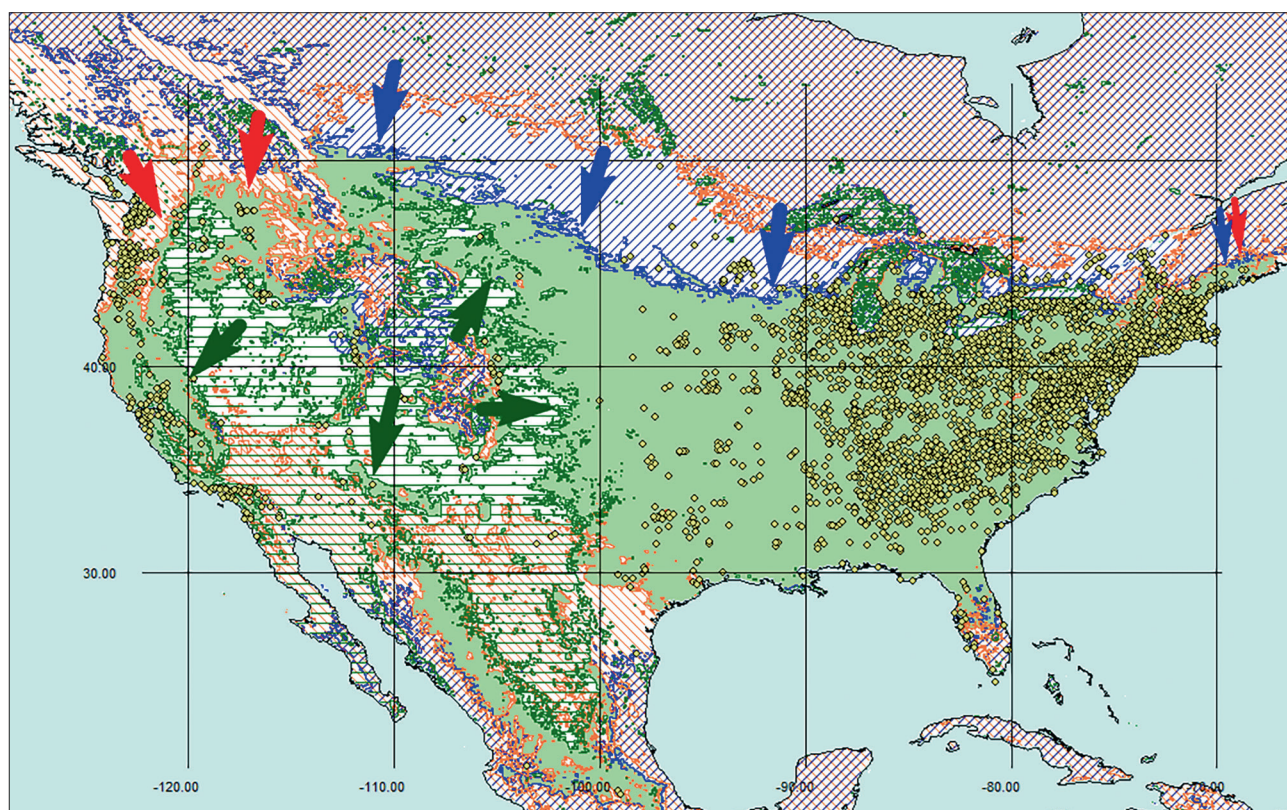


Рис. 3. Эколого-географические границы распространения *Halyomorpha halys* в Северной Америке. Условные обозначения см. на рис. 2

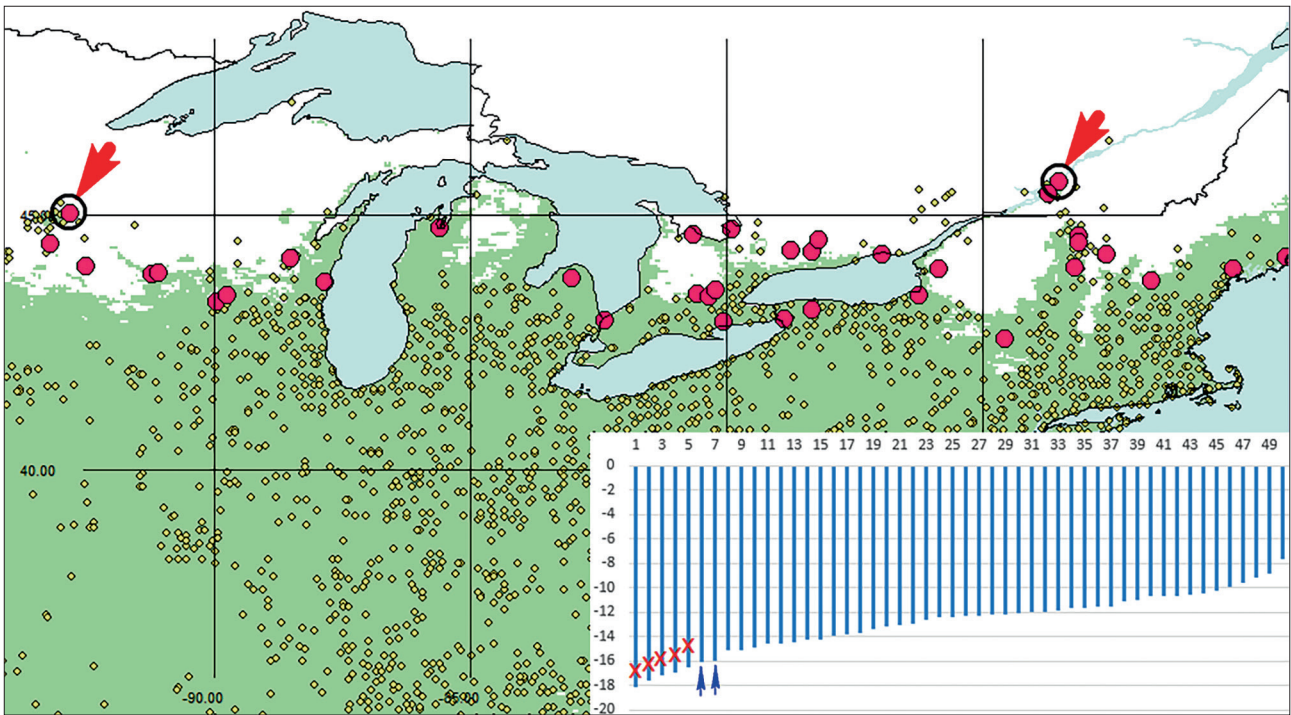


Рис 4. ЭГ пределы толерантности *Halyomorpha halys* по фактору зимних температур на ключевом участке ЭГ границы в Северной Америке.

Красными точками показаны местонахождения, в которых зарегистрировано присутствие личинок. Значения среднемесячных январских температур (LSTnight01), экстрагированные в точках обнаружения личинок, показаны диаграммой ранжированного ряда на врезке (по горизонтали – порядковый номер точки, по вертикали – среднемесячная январская температура (LSTnight01)). Дальнейшие пояснения в тексте.

был проведён уточняющий отбор местонахождений личинок *H. halys*. Всего в этой зоне с низкими температурами выявлена 51 точка регистрации личинок. В этих точках сняты значения январских температур и представлены в виде ранжированного ряда (рис.4).

Проверка точки 1 ранжированного ряда (местонахождение со значением январских температур $-18.2\text{ }^{\circ}\text{C}$; рис. 4) показывает, что представленный в этом местонахождении экземпляр клопа не является *H. halys* и он подлежит удалению из используемой нами в ЭГ анализе выборки местонахождений вида. Аналогичная ситуация с точками 3 и 4 ранжированного ряда. Точки 2 и 5 в ряду местонахождений с температурами -17.6 и $-16.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ исключены из-за невысокой точности их геопривязки (для них указана точность до 27 км; при этом в радиусе 27 км от этих местонахождений январская температура на карте варьирует в диапазоне нескольких градусов). Точное определение вида и геопривязку имеют следующие в ряду местонахождения *H. halys* в Миннесоте (45.06135° с. ш., 92.8124° з. д.) и

Монреале (45.67425° с. ш., 73.5045° з. д.); январские температуры в них составляют -16.1 и $-16.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, соответственно (рис. 4). Дальнейшие точки ранжированного ряда со значениями $-15.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и выше не вызывают нареканий. В городах Квебек и Виннипег, для которых известно, что *H. halys* в них не натурализовался [д-р Т. Гариэпи (Т. Gariepy), персональное сообщение, 2023], зимние температуры более низкие: от $-17\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже (рис. 4).

Анализ экстрагированных значений на ключевом участке ЭГ границы позволяет считать **температуру $-16.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ экологическим минимумом** для *H. halys* по январской ночной температуре поверхности, снятой с карты Modis (Mod11C3).

Градиент снижения влагообеспеченности направлен в Северной Америке с запада на восток. Западнее Великих озёр до Скалистых гор зональную ЭГ границу распространения *H. halys* определяет недостаточная влагообеспеченность (рис. 3). Северная Америка служит хорошим источником информации при изучении ЭГ предела *H. halys* по факто-

ру влагообеспеченности, поскольку обширный участок равнинной ЭГ границы *H. halys* в США определяется именно этим фактором при оптимальных значениях остальных лимитирующих факторов. Анализ распространения *H. halys* в Северной Америке по градиенту влагообеспеченности показывает, что встречаемость *H. halys* снижается с ростом аридности. Однако в населённых пунктах, где обычно проводится озеленение, *H. halys* способен формировать азональные самоподдерживающиеся популяции даже в самых экстремальных зональных условиях влагообеспеченности.

Северная Америка не может служить единственным надёжным источником данных для уточнения предела ЭГ толерантности *H. halys* по отношению к фактору теплообеспеченности, поскольку ЭГ граница распространения *H. halys* по теплообеспеченности или проходит по горной территории (на западе континента), или экологические минимумы по этому фактору предваряются воздействием критических значений зимних температур (на востоке). Уточнение пределов ЭГ толерантности *H. halys* в горах затруднено мозаичным распределением показателей теплообеспеченности, так как глобальные слои экологических карт недостаточно детальны для проведения ЭГ анализа по этому фактору в горных областях. Минимальное из значе-

ний СЭТ_{13.3 °C}, экстрагированных на небольших восточных равнинных фрагментах ЭГ границы, определяемых фактором теплообеспеченности, составляет 526 градусо-дней в г. Миафорд (Meaford), Канада (44.6471° с. ш., 80.64655° з. д.). Это местонахождение одновременно находится в зоне пессимума и по показателю зимних температур (среднемесячная январская ночная температура поверхности составляет -12.0 °C), поэтому экстрагированное из этой точки значение по фактору теплообеспеченности требует проверки.

ЭГ границы распространения *H. halys* в Европе и уточнение экологических пределов по фактору теплообеспеченности. Направление градиента теплообеспеченности определяется воздействием общезонального сезонного широтного градиента тепла, определяемого углом наклона оси вращения Земли к Солнцу и направленного с севера на юг. В Европе дополнительно этот градиент корректируется потоком тепла, переносимым с запада тёплым атлантическим течением (Гольфстрим). Под влиянием этих двух климатообразующих факторов градиент зимних температур в Западной Евразии направлен не с юга на север (как, например, в Северной Америке), а с юго-запада на северо-восток. Такая особенность приводит к расхождению градиентов теплообеспеченности и зимних

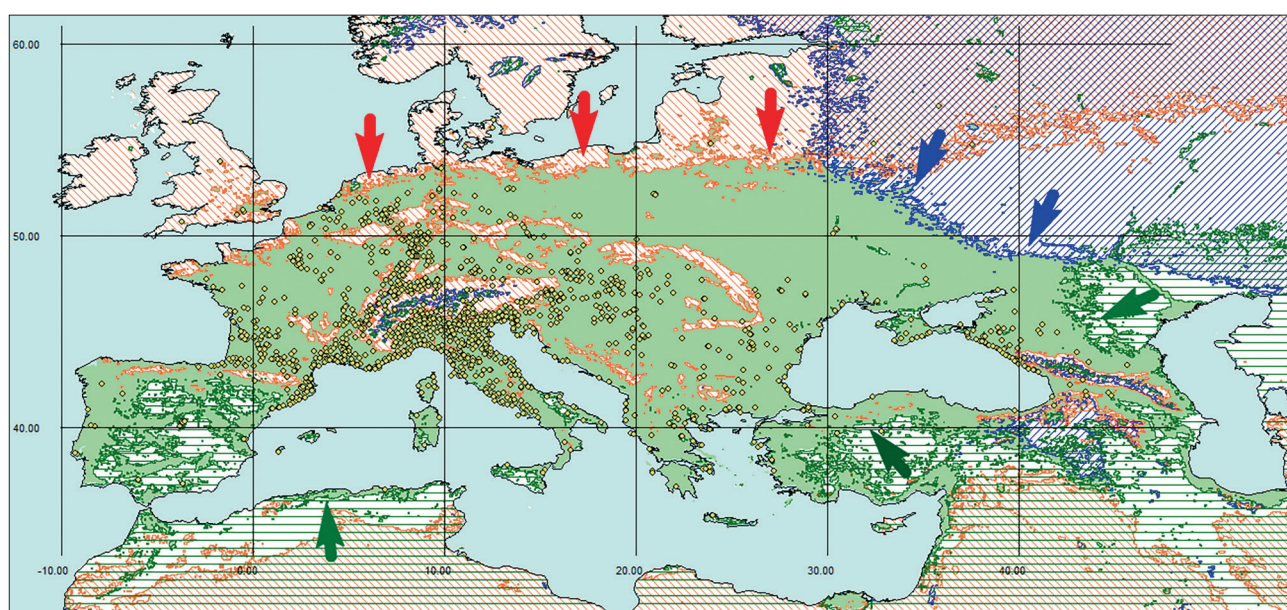


Рис. 5. ЭГ границы распространения *Halyomorpha halys* в Европе. Условные обозначения см. на рис. 2.

температур, что позволяет в Европе оценивать воздействие этих факторов на организмы отдельно (рис. 5).

В качестве ключевого участка для уточнения предела ЭГ толерантности *H. halys* по фактору теплообеспеченности была использована северная равнинная граница инвазионного ареала вида в Европе (рис. 5). Личинки в Нидерландах и на севере Германии обнаружены в 50 точках. Местонахождение *H. halys* близ г. Залтбоммел (Zaltbommel) в Нидерландах (51.75331° с. ш.; 5.22064° в. д.) характеризуется наименьшим на северной равнинной границе в Европе доказанным для натурализовавшихся популяций значением $S\bar{E}T_{13.3\text{ }^{\circ}\text{C}}=537$ градусо-дней. Это близко к значению, полученному в Северной Америке (526 градусо-дней; см. выше). Таким образом экологический минимум по теплообеспеченности, определённый при анализе североамериканских данных, подтверждается.

На всей равнинной территории Западной и Центральной Европы зимние температуры комфортны для *H. halys* (рис. 5). Это связано с обогревающим воздействием тёплого течения Гольфстрим. Суровость зим нарастает в Европе в направлении с запада на восток. Проникновение *H. halys* в зону с низкими зимними температурами (в Украину и южные регионы России) произошло только в 2014–2016 гг. [Musolin et al., 2022], и популяции *H. halys* на этих территориях ещё не стабилизировались. Поэтому при определении ЭГ амплитуды *H. halys* по отношению к зимним температурам европейская территория на данном этапе инвазии не является показательной. При этом сведения о пределах ЭГ толерантности *H. halys* к низким температурам, полученные по результатам ЭГ анализа на Североамериканском континенте, позволяют прогнозировать вероятные пределы распространения *H. halys* и в Восточной Европе.

Выявление границ ЭГ пессимумов и расчёт вероятности встречаемости *H. halys*. Общий подход к расчёту и картированию вероятности встречаемости вида описан в разделе «Материалы и методы». Конкретно расчёт вероятности встречаемости вида в градиентах пессимумов по зимним температурам и суммам температур проводили на трансектах,

проложенных на участках полей градиентов по каждому из рассматриваемых факторов. Трансекты прокладывали таким образом, что они включали в себя соответствующие ключевые фрагменты ЭГ границ. Это гарантировало включение в массив анализируемых данных информации, снятой в местонахождениях *H. halys*, характеризующихся минимальными значениями рассматриваемых факторов. Для расчёта динамики встречаемости *H. halys* по градиенту нижнего пессимума по зимним температурам была взята трансекта в пределах североамериканского анклава (рис. 6).

За границу ЭГ пессимума было принято значение фактора среды, снятое с графика фактической встречаемости в точке его перегиба в сторону плато оптимальных значений. Таким образом диапазон ЭГ пессимума для зимних температур составил от -16.1 до -12.0°C . Расчет вероятности встречаемости *H. halys* в диапазоне пессимума проводился по данным о фактической его встречаемости в интервалах пессимума по экспоненциальной формуле (рис. 6В).

Аналогично определен ЭГ пессимум и рассчитана вероятность встречаемости *H. halys* по фактору теплообеспеченности. Расчет динамики встречаемости в диапазоне нижнего пессимума по теплообеспеченности проведен на европейской трансекте. В Европе градиент по фактору теплообеспеченности не такой плавный, как в Америке и прерывается горными массивами Пиренеев, Альп, Карпат. Но, в отличие от Америки, воздействие недостаточной теплообеспеченности на *H. halys* на этом фрагменте не предваряется воздействием низких зимних температур.

Вероятности встречаемости описываются формулами: для области нижнего пессимума по зимним температурам:

$$\text{Occurr_LST_low} = -0.10246 + \exp(7.03713 + (0.57779) \times \text{LST01night}) \quad (R=0.99873) \quad (1)$$

и для области нижнего пессимума – по суммам температур:

$$\text{Occurr_SET_low} = -0.02178 + \exp(-9.2072 + (1.08575) \times \text{SET}/100) \quad (R=0.99985) \quad (2)$$

Диапазон вероятности встречаемости от 0 до 1 (0 – в точке экологического минимума, 1 – в области оптимума).

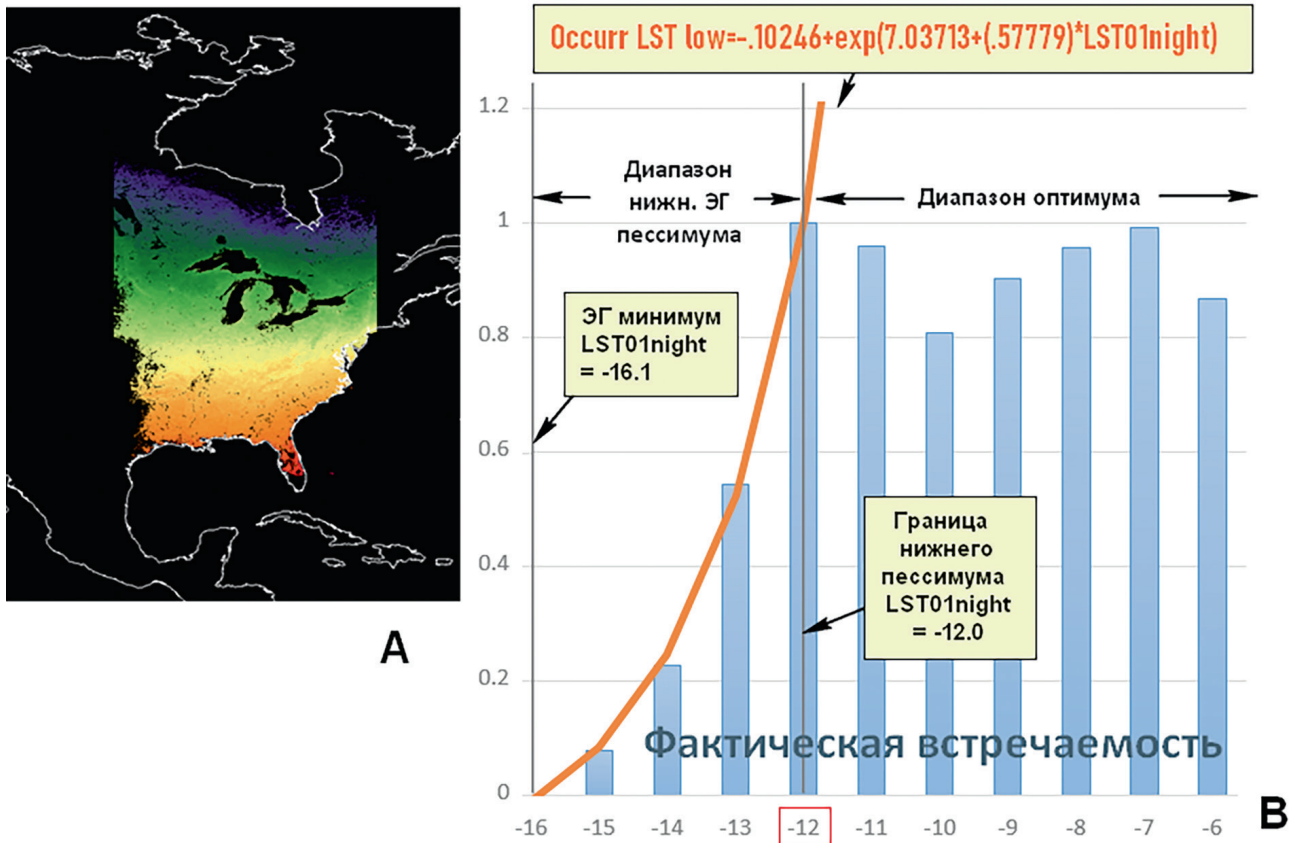


Рис. 6. Расчёт вероятности встречаемости *Halyomorpha halys* на североамериканской трансекте (А) по градиенту нижнего пессимума по зимним температурам (В). На оси абсцисс представлены интервалы значений зимних температур, на оси ординат – показатели фактической встречаемости, нормализованные к 1 по значению оптимума. Синяя столбчатая диаграмма показывает фактическую встречаемость вида в диапазоне зимних температур с интервалами 1 °С, оранжевая линия – аппроксимация динамики встречаемости вида в диапазоне нижнего пессимума экспоненциальной формулой. На рисунке 6А представлен фрагмент глобального растра средних январских ночных температур, рассчитанный по слоям Modis (Mod11C3) за период 2001–2020 гг. [Wan et al., 2015].

Растры вероятности встречаемости, рассчитанные в градиентах отдельных факторов среды по выведенным формулам (1) и (2), были объединены в итоговую растровую карту таким образом, что каждой ячейке итогового растра присваивалось значение вероятности встречаемости по фактору, находящемуся в минимуме (см. раздел «Материалы и методы»).

Сравнение ЭГ границ *H. halys* в Европе и Северной Америке и ЭГ потенциал распространения вида в Европе. Значения ЭГ минимумов по теплообеспеченности, экстрагированные в местонахождениях *H. halys* на ключевых равнинных участках ЭГ границ в Европе и Северной Америке, оказываются близкими и составляют 537 и 526 градусо-дней, соответственно, что может свидетельствовать о том, что в обоих анклавах *H. halys* достиг границ своего экологического минимума по теплообеспеченности.

Анализ распространения *H. halys* по градиенту влажности в Северной Америке показывает, что с городскими поселениями на участках искусственного озеленения вид способен проникать и натурализоваться в самых экстремальных по аридности зонах. В связи с этим за условный зональный ЭГ минимум *H. halys* по влагообеспеченности мы принимаем 2-перцентильное значение NDVI, экстрагированное только на неурбанизированных территориях Северного полушария (NDVI=0.46). При этом на итоговую карту (рис. 7) выносим слой урбанизированных территорий с указанием, что озеленённые территории поселений пригодны для натурализации *H. halys* независимо от степени аридности зоны при условии экологической пригодности территории по остальным факторам среды. В Европе аридность сдерживает расселение *H. halys* или снижает скорость про-

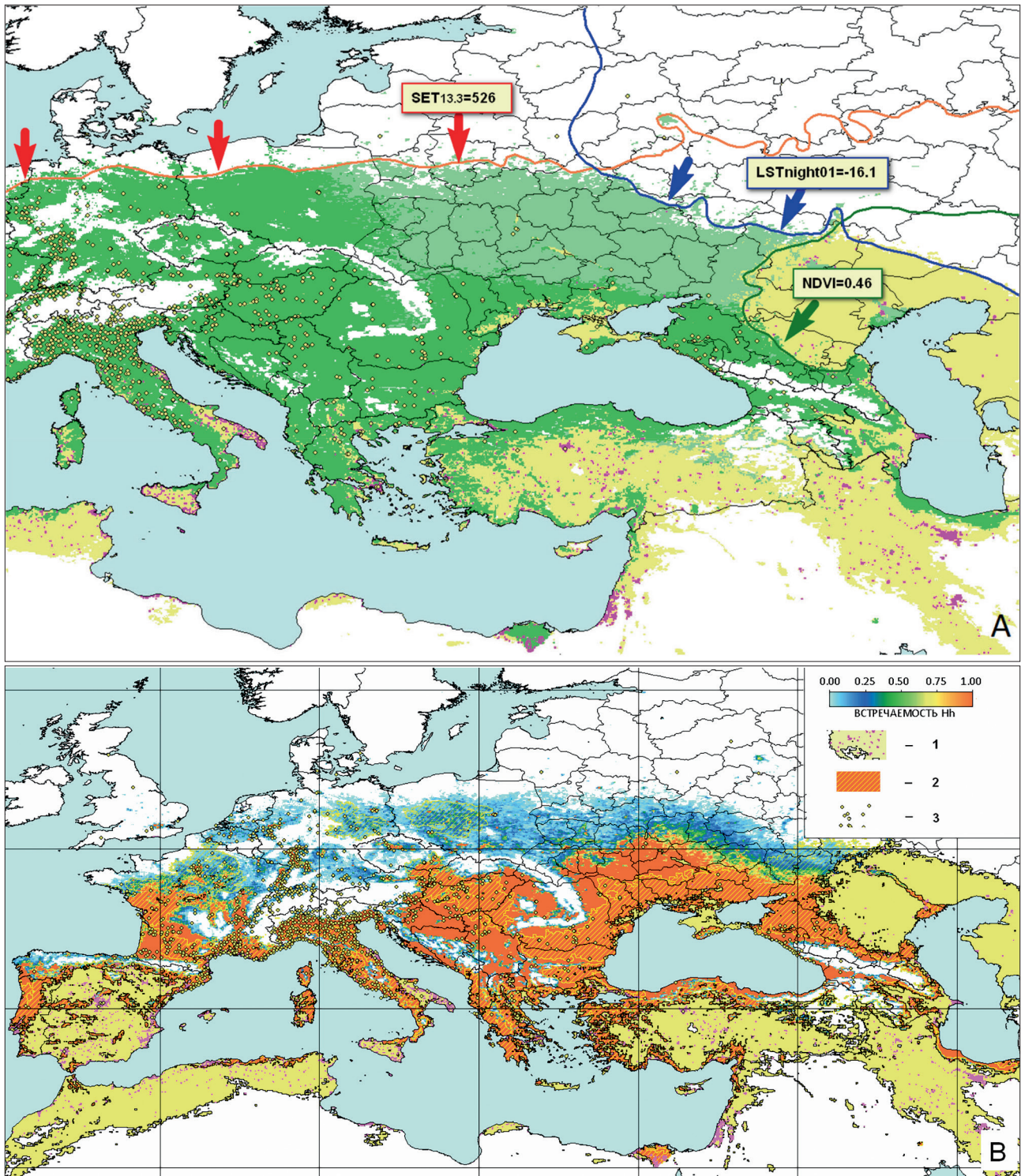


Рис. 7. Эколого-географический потенциал распространения (инвазионного ареала) (А) и вероятность встречаемости (В) *Halyomorpha halys* в Европе.

А – ЭГ границы *H. halys*: оранжевая линия – по фактору теплообеспеченности ($СЭТ_{13,3}^{\circ C}$), синяя линия – по зимним температурам ($LST_{night01}$), зелёная линия – по влагообеспеченности ($NDVI$). Жёлтой заливкой показаны аридные территории. Стрелки – см. легенду к рис. 1. В – вероятность встречаемости вида представлена в условных значениях шкалы от 0 до 1. Жёлтой заливкой (1) показаны территории, непригодные по влагообеспеченности, пурпурным – городские поселения в аридной зоне; жёлтая штриховка (2) – территории пессимальные по влагообеспеченности; жёлтые точки (3) – современные местонахождения вида.

цесса расселения в Испании, на юге Италии, Греции, Украины и европейской территории России.

Достигнутые ЭГ пределы по **низким зимним температурам** в Европе и Северной Америке не совпадают. Причины несовпаде-

ния могут быть в разной продолжительности инвазионного процесса в этих двух анклавах, региональных особенностях пространственного распределения экологических факторов и/или в особенностях местоположений первичных проникновений. Так в Северной Америке от г. Аллентаун (Adams Island, Allentown) в штате Пенсильвания (40.60000° с. ш.; 75.48333° з. д.), где *H. halys* был первоначально обнаружен в 1996 г., до его ЭГ границы по фактору зимних температур на востоке Канады расстояние составляет около 700 км. Восточные регионы США и Канады связаны мощным транспортным потоком. Условия влагообеспеченности на всём этом участке инвазии оптимальны (рис. 3). Поэтому в восточных провинциях Канады вблизи ЭГ границы по зимним температурам *H. halys* был отмечен уже в 2010 г. [Fogain, Graff, 2011]. Совершенно другую ситуацию мы наблюдаем в Европе, где от точки первого обнаружения *H. halys* в 2004 г. в Лихтенштейне [Arnold, 2009] до потенциальной ЭГ границы *H. halys* по зимним температурам в Восточной Европе расстояние составляет более 2000 км. При этом транспортный поток из Западной в Восточную Европу по мере продвижения на восток существенно снижается, а аридность климата и напряжённость зимнего стресса нарастают. Все это, вероятно, задерживает распространение *H. halys* в Восточной Европе.

Результаты ЭГ анализа европейских местонахождений *H. halys* на данном этапе инвазионного процесса показывают, что самые низкие значения средних ночных январских температур наблюдаются в точках обнаружения личинок *H. halys* в Восточной Украине в Киеве (−10.0 °C; 50.45789° с. ш., 30.40293° в. д.) и Днепре (−9.7 °C; 48.46176° с. ш., 35.04368° в. д.), а на юго-западе РФ – в Ростове-на-Дону (−9.7 °C; 47.21093° с. ш., 39.76331° в. д.). Можно предположить, что со временем в Европе *H. halys* сможет достичь температурных пределов, достигнутых этим видом в Северной Америке (средние ночные температуры поверхности в январе составляют −16.1 °C), продвинувшись в таком случае в восточном и северо-восточном направлениях (рис. 7А).

Валидация модели ЭГ ниши *H. halys* и сравнение её с другими моделями. ЭГ модель распространения *H. halys*, созданная посредством проведённого нами ЭГ анализа, объясняет 92.2% местонахождений *H. halys*, известных по БД iNaturalist на 05.03.2022, при этом выявляются как экологически пригодные 13 445 925 км² площади Северного полушария. За год, прошедший с момента создания представляемой ЭГ модели, в публикациях появились указания на новые местонахождения *H. halys*. Все они попадают в площадь смоделированной ранее ЭГ ниши. Это местонахождения в Узбекистане [Gandjaeva et al., 2022], Словакии [Szanyi et al., 2022], Польше [Gierlasiński, Tazsakowski, 2013–2023], Германии [Hartung et al., 2022], Португалии [Gaspar et al., 2023], Причерноморской части Турции [Kibar et al., 2023]. Из новых 12 018 местонахождений *H. halys*, зарегистрированных в БД iNaturalist за период с 05.03.2022 до 08.01.2023 и не вошедших в ранее проведённый анализ, 95.0%, попадают в площадь ЭГ ниши, предсказанную ЭГ моделью.

Глобальные модели экологической ниши *H. halys* ранее представлены в нескольких публикациях [Zhu et al., 2012; Kriticos et al., 2017; Streito et al., 2021]. Результат нашего моделирования по технологии ЭГ анализа и моделирования ниш, в целом, совпадает с лучшей до настоящего времени глобальной моделью экологической ниши *H. halys* [Kriticos et al., 2017], составленной в программе CLIMEX. Для Европы наша модель несколько точнее предсказывает некоторые локальные ситуации прежде всего за счёт большей детализации использованных при анализе и моделировании экологических карт. В частности, выявленная нами ниша полнее охватывает некоторые фактические местонахождения *H. halys* в горных и предгорных районах Альп, в том числе в Швейцарии (рис. 8).

При этом предложенная нами модель несколько специфичней, за счёт включения меньшей территории при сохранении высокого уровня предикативности. Так для Европы она, в целом, прогнозирует меньшую площадь потенциальной пригодности для *H. halys*, прежде всего за счёт включения

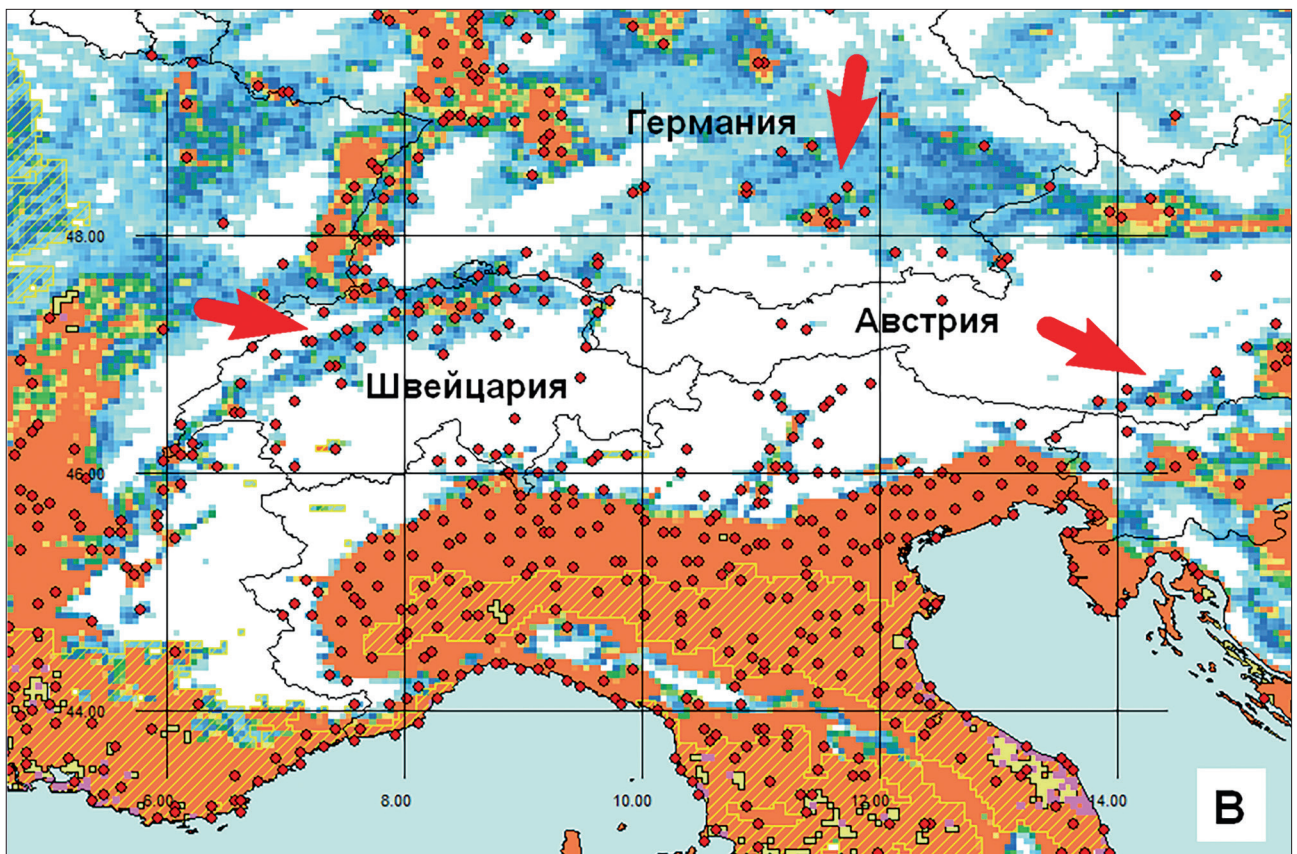
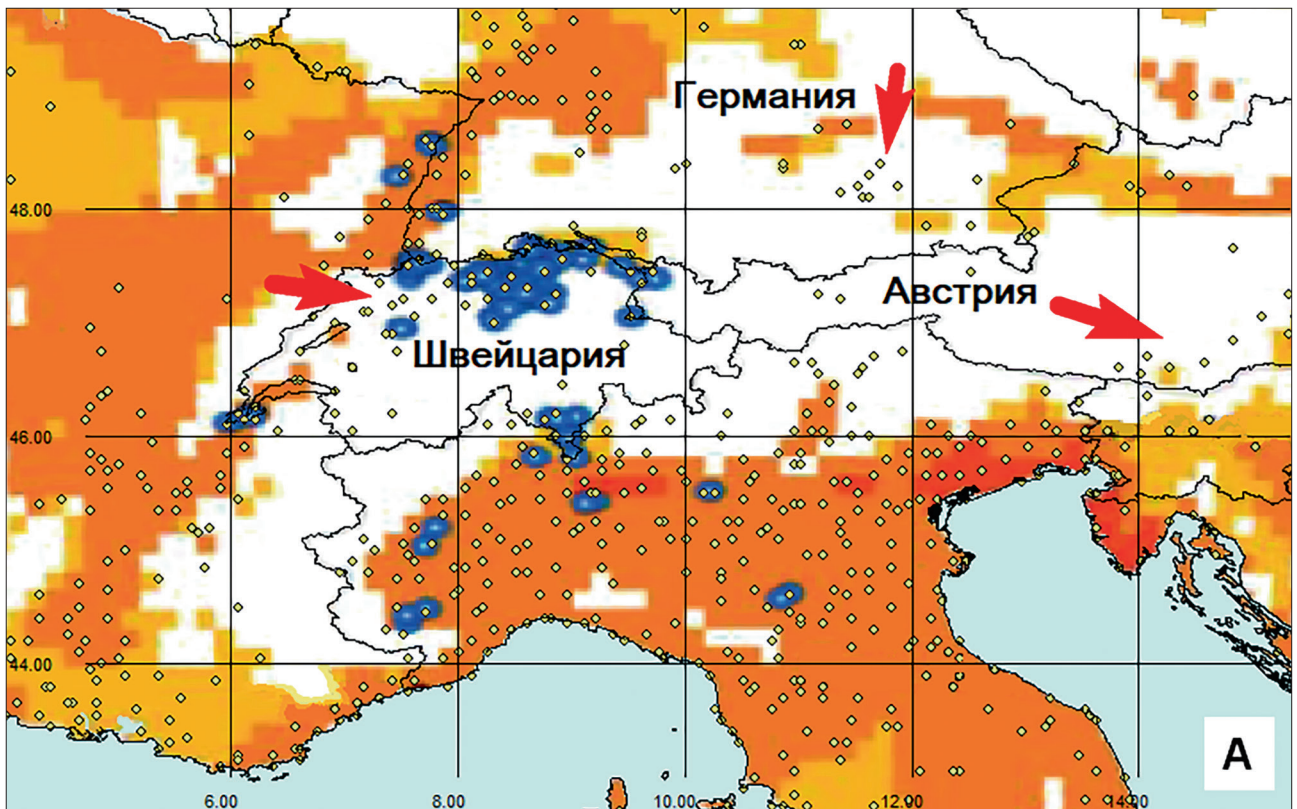


Рис. 8. Сравнение фрагментов карт ЭГ потенциала распространения *Halyomorpha halys* в Европе по модели Критикос и др. [Kriticos et al., 2017] (А) и предложенной нами модели (В). Точками показаны современные местонахождения *H. halys*, стрелками – местонахождения вида, по-разному предсказанные двумя моделями.

меньшей территории в восточной части инвазионного европейского ареала. Это связано, по-видимому, с отличиями в выбранных при моделировании пределах экологической толерантности по зимним температурам. Критикос с соавторами [Kriticos et al., 2017] принимают за экологический минимум *H. halys* по зимним температурам значение $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$. Это значение определено по северокитайским точкам из набора Чжу и др. [Zhu et al., 2012], в котором точка с самыми экстремальными значениями температур находится в провинции Цзилинь на северо-востоке Китая. Современные данные (а сейчас в открытых БД имеется информация о более чем 50 тыс. точек регистрации *H. halys*) пока не подтверждают натурализации вида в областях с зимними температурами $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ в мире, и в провинции Цзилинь, в частности. Можно предположить, что в указанной точке был зарегистрирован случай проникновения, не приведший к натурализации этого вида. Другие подтверждения способности *H. halys* натурализоваться в регионах с такими низкими зимними температурами пока отсутствуют. Если такая способность инвазионных популяций подтвердится, тогда потенциал распространения *H. halys* в Европе сможет простираться до Урала, как это указано в более ранних моделях Критикоса и др. [Zhu et al., 2012; Kriticos et al., 2017].

Карта вероятности встречаемости *H. halys* в Европе в более высоком разрешении размещена в свободном доступе [Hh_Euro occurrence.tif..., 2023].

Потенциал дальнейшего распространения *H. halys* в Европе. На современном этапе инвазии в Восточной Европе *H. halys* распространился и активно расселяется преимущественно в пределах зоны с оптимальными значениями определяющих распространение вида факторов среды: в Венгрии, Румынии, Болгарии, Чехии, Словакии, Молдове, регионах Причерноморья и Предкавказья [Musolin et al., 2022]. Ориентируясь на ЭГ пределы распространения, достигнутые североамериканскими популяциями *H. halys*, можно предположить возможность дальнейшего распространения вида в Европе по градиенту зимних температур. Неохваченные инвазией территории, характеризующиеся

диапазоном зимних температур от -10.0 до $-16.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ и при этом экологически пригодные для *H. halys* по остальным факторам среды, расположены в Восточной Европе: на востоке Польши, в Украине, на юге Беларуси и на юго-западе Российской Федерации (рис. 7А). Эти территории характеризуются пессимальными для *H. halys* условиями одновременно по совокупности нескольких факторов среды, поэтому вероятность встречаемости и натурализации *H. halys* в этой части восточноевропейской зоны потенциального распространения невысокая (рис. 7В).

В пределах крупных городов, являющихся островами тепла [Tougoou et al., 2009], не исключена возможность образования самоподдерживающихся популяций *H. halys* вплоть до 55° с. ш. В частности, в зоне риска находится Москва (рис. 7В). Интересно, что экологически пригодные для *H. halys* по температурным факторам территории в Европе в среднем расположены севернее, чем в Северной Америке. В связи с этим инвазия в перечисленные выше регионы может быть затруднена тем, что должна будет сопровождаться адаптивным изменением фотопериодической реакции, индуцирующей зимнюю имагинальную диапаузу у этого вида.

Следует принимать во внимание, что дальнейшее изменение климата, в том числе в Европе, окажет непосредственное влияние на границы инвазионного ареала насекомых [Andrew, Hughes, 2005; Parmesan, 2006; Deutsch et al., 2008; Musolin, 2007; Мусолин, Саулич, 2012].

Заключение

Сравнение ЭГ границ *H. halys* в Европе с распространением этого вида в Северной Америке и в Азии позволило сделать некоторые предположения о перспективах дальнейшего распространения *H. halys* в Европе. В ряде регионов Европы *H. halys* ещё не достиг пределов своей ЭГ толерантности, и его распространение может продолжаться до достижения этих пределов как в условиях современного климата, так и в случае его потепления. Дальнейшее продвижение инвайдера в Европе может происходить в восточном направлении, границы этого продвижения

будут связаны прежде всего со способностью *H. halys* адаптироваться к неблагоприятным зимним условиям. При этом в Восточной Европе значительные территории характеризуются пессимальными для *H. halys* значениями одновременно по совокупности нескольких факторов. Это может задерживать дальнейшее распространение или препятствовать ему, затруднять натурализацию и снижать встречаемость *H. halys* в этих регионах. На значительной части европейского инвазионного ареала натурализация вида будет возможна только в интразональных условиях городских поселений, которые характеризуются более мягкими микро- и мезоклиматическими условиями

Мониторинг динамики распространения *H. halys* на ключевых участках ЭГ границ может дать дополнительную информацию для уточнения последующей динамики его инвазионного ареала. Ключевыми участками для мониторинга по **фактору теплообеспеченности** могут служить северная граница распространения *H. halys* в Западной и Центральной Европе и северо-восточный фрагмент границ ареала в Северной Америке. В отношении уточнения предела экологической толерантности *H. halys* к **неблагоприятным условиям зимовки** ключевыми участками мониторинга на данный момент могут служить границы распространения вида в Канаде. С распространением *H. halys* в Восточной Европе информация для уточнения пределов устойчивости *H. halys* к неблагоприятным зимним условиям будет поступать из Украины и России. Интересная информация о факторах, определяющих низкоширотные границы натурализации *H. halys* и значения ЭГ температурных максимумов, может быть получена с южных границ первичного ареала вида в юго-восточной Азии при условии увеличения и расширения местной сети корреспондентов открытых баз данных.

Благодарности

Авторы выражают признательность анонимным рецензентам за конструктивные замечания и предложения.

Финансирование работы

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 21-16-00050 (<https://rscf.ru/project/21-16-00050/>).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Афонин А.Н., Кулакова Ю.Ю., Фёдорова Ю.А. Технологии моделирования экологических ниш как инструмент анализа фитосанитарного риска // Вестник защиты растений. 2021. Т. 104. № 1. С. 40–52. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-1-14422>
- Афонин А.Н., Милютин Е.А., Мусолин Д.Л. Методы расчёта сумм эффективных температур по среднемесячным температурным данным и составление глобальных карт для эколого-географического моделирования // Метеорология и гидрология (в печати).
- Афонин А.Н., Соколова Ю.В. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб.: Изд-во ВВМ, 2018. 121 с.
- Мусолин, Д.Л., Саулич, А.Х. Реакции насекомых на современное изменение климата: от физиологии и поведения до смещения ареалов // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91, вып. 1. С. 3–35. <https://doi.org/10.1134/S0013873812070019>
- Andrew N.R., Hughes L. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: implications for future impacts of climate change // Austral Ecology. 2005. Vol. 30. P. 281–297. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01464.x>
- Arnold K. *Halyomorpha halys* (Stål, 1855), eine für die europäische Fauna neu nachgewiesene Wanzenart (Insecta: Heteroptera, Pentatomidae, Pentatominae, Cappaeini) // Mitteilungen des Thüringer Entomologenverbandes. 2009. Т. 16 (1). P. 19.
- Booth T.H., Nix H.A., Busby J.R., Hutchinson M.F. Bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies // Diversity and Distribution. 2014. Vol. 20. P. 1–9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Cira T.M., Venette R.C., Aigner J., Kuhar T., Mullins D.E., Gabbert S.E., Hutchison W.D. Cold tolerance of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) across geographic and temporal scales // Environmental Entomology. 2016. Vol. 45. P. 484–491. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv220>

- Deutsch C.A., Tewksbury J.J., Huey R.B., Sheldon K.S., Ghalambor C.K., Haak D.C., Martin P.R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2008. Vol. 105. P. 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Didan K. MOD13C2 MODIS / Terra Vegetation Indices Monthly L3 Global 0.05Deg CMG V006. 2015, distributed by NASA EOSDIS Land Processes DAAC.
- Eastman J.R. IDRISI Guide to GIS and Image Processing Accessed in IDRISI Selva. Clark University, Worcester, 2009. P. 182–185.
- EcoMaps_Hh (Electronic resource) // (<https://drive.google.com/drive/folders/1KgEIRC1OANQ56A32hMmP-F4kEnIqZ8rK?usp=sharing>). Accessed 15.09.2023.
- Fogain R., Graff, S. First records of the invasive pest, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae), in Ontario and Quebec // Journal of the Entomological Society of Ontario. 2011. Vol. 142. P. 45–48.
- Gandjaeva L.A., Hudaiberdieva M.O., Abdullaev I.I., Mirzayeva G.S., Yusupboev E.K. First record of *Halyomorpha halys* (Heteroptera: Pentatomidae) from Uzbekistan // Zoosystematica Rossica. 2022. T. 31 (2). C. 329–331 DOI: 10.31610/zsr/2022.31.2.329
- Gaspar H., Castro S., Grosso-Silva J.M., van der Heyden T., Loureiro J. Exponential outspread of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera: Pentatomidae) in Portugal // Arquivos Entomológicos, 2023. Vol. 26. P. 13–18.
- Gierlasiński G., Taszakowski A. Pluskwiaki różnoskrzydłe (Hemiptera: Heteroptera) Polski. 2013–2023. // (<http://www.heteroptera.us.edu.pl/mapy/halyomorpha-halys.html>). Accessed 15.09.2023.
- Hamilton G.C., Ahn J.J., Bu W., Leskey T.C., Nielsen A.L., Park Y.-L., Rabitsch W., Hoelmer K.A. *Halyomorpha halys* (Stål) // In: McPherson J.E. (Ed.) Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomidae): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry and Management. CRC Press: Boca Raton, FL, USA, 2018. P. 243–292.
- Hartung V., Heller M., Husemann M. First record of the invasive true bug (Heteroptera) *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) from Hamburg with other records from Northern Germany and possible implications for its range expansion // Evolutionary Systematics. 2022. Vol. 6 (1). P. 57–64. doi: 10.3897/evolsyst.6.80744
- Hh_Euro occurrence.tif (Electronic resource) // (<https://drive.google.com/file/d/1BMDErHpuo43oUDeZ-QcZt4dXxp5QGd43/view?usp=sharing>). Accessed 15.09.2023.
- Hoebcke E.R., Carter M.E. *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): a polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America // Proceedings of the Entomological Society of Washington. 2003. Vol. 105. P. 225–237.
- iNaturalist (Electronic resource) // (<https://www.inaturalist.org/taxa/81923-Halyomorpha-halys>). Accessed 05.03.2022.
- Kibar A., Mansur U., Celal T. Distribution and population density of *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Hemiptera: Pentatomidae) in Black Sea Region of Türkiye // Turkish Journal of Zoology. 2023. Vol. 47. P. 120–129. doi:10.55730/1300-0179.3122
- Kriticos D.J., Kean J.M., Phillips C.B., Senay S.D., Acosta H., Haye T. The potential global distribution of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, a critical threat to plant biosecurity // Journal of Pest Science 2017. Vol. 90. P. 1033–1043.
- Lee D.-H. Current status of research progress on the biology and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) as an invasive species // Applied Entomology and Zoology. 2015. Vol. 50 (3). P. 277–290. <https://doi.org/10.1007/s13355-015-0350-y>
- Lee D.H., Leskey T.C. Flight behavior of foraging and overwintering brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) // Bulletin of the Entomological Research. 2015. Vol. 105 (5). P. 566–573. doi:10.1017/S0007485315000462
- Lee D.H., Short B.D., Joseph S.V., Bergh J.C., Leskey T.C. Review of the biology, ecology, and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) in China, Japan, and the Republic of Korea // Environmental Entomology. 2013. Vol 4 (4). P. 627–641. <https://doi.org/10.1603/EN13006>
- Musolin D.L. Insects in a warmer world: ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // Global Change Biology. 2007. Vol. 13 (8). P. 1565–1585. 10.1111/j.1365-2486.2007.01395.x
- Musolin D.L., Dolgovskaya M.Yu., Protsenko V.Ye., Karpun N.N., Reznik S.Ya., Saulich A.Kh. Photoperiodic and temperature control of nymphal growth and adult diapause induction in the invasive Caucasian population of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* // Journal of Pest Science. 2019. Vol. 92 (2). P. 621–631. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01080-1>
- Musolin D.L., Kirichenko N.I., Karpun N.N., Aksenenko E.V., Golub V.B., Kerchev I.A., Mandelshtam M.Y., Vasaitis R., Volkovitch M.G., Zhuravleva E.N., Selikhovkin A.V. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: Origin, pathways, damage, and management // Forests. 2022. 13. 521. <https://doi.org/10.3390/f13040521>
- Nielsen A.L., Hamilton G.C., Matadha D. Developmental rate estimation and life table analysis for *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) // Environmental Entomology. 2008. Vol. 27. P. 348–355.
- Nix H.A. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes // In: Longmore R. (Ed.) Atlas of Elapid Snakes of Australia. Australian Flora and Fauna Series. Canberra: Australian Government Publishing Service, 1986. No. 7. P. 4–15.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2006. Vol. 37. P. 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Saulich A.Kh., Musolin D.L., Seasonal Cycles of Pentatomidae // In: McPherson J.E. (Ed.) Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomidae): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry and Management. CRC Press: Boca Raton, FL, USA, 2018. P. 565–607. 10.1201/9781315371221-12

- Small C. and Center for International Earth Science Information Network (CIESIN) – Columbia University. VIIRS Plus DMSP Change in Lights (VIIRS+DMSP dLIGHT). Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC). 2020. <https://doi.org/10.7927/9ryj-6467>. Accessed 09.04.2022.
- Small C., Sousa D., Yetman G., Elvidge C., MacManus K. Decades of urban growth and development on the Asian megadeltas // *Global and Planetary Change*. 2018. Vol. 165. P. 62–89. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2018.03.005>
- Streito J.C., Chartois M., Pierre É. et al. Citizen science and niche modeling to track and forecast the expansion of the brown marmorated stinkbug *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. 11421. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-90378-1>
- Szanyi S., Ósz A., Szanyi K., Potish L., Nagy A. The distribution of brown marmorated stink bug (*Halyomorpha halys* (Stål, 1855); Hemiptera: Pentatomidae) in the Northeast part of the Carpathian Lowland (West Ukraine) // *Acta Agraria Debreceniensis*. 2022. Vol. 1. P. 191–194. <https://doi.org/10.34101/actaagrar/1/10831>
- Tougou D., Musolin D.L., Fujisaki K. Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2009. Vol. 130 (3). P. 249–258. [10.1111/j.1570-7458.2008.00818.x](https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00818.x)
- von Liebig J. Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. Braunschweig, 1840. 380 p.
- Wan Z., Hook S., Hulley G. MOD11C3 MODIS / Terra Land Surface Temperature/Emissivity Monthly L3 Global 0.05Deg CMG V006. 2015, distributed by NASA EOSDIS Land Processes DAAC. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MOD11C3.006>. Accessed 12.12.2022.
- Wiman N.G., Walton V.M., Shearer P.W., Rondon S.I., Lee J.C. Factors affecting flight capacity of brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) // *Journal of Pest Science*. 2015. Vol. 88. P. 37–47. <http://dx.doi.org/10.1007/s10340-014-0582-6>
- Yanagi T., Hagihara Y. Ecology of the brown marmorated stink bug // *Shokubutsu Boeki* (Plant Protection). 1980. Vol. 34. P. 315–321. (in Japanese)
- Zhu G., Bu W., Gao Y., Liu G. Potential geographic distribution of brown marmorated stink bug invasion (*Halyomorpha halys*) // *PLoS One*. 2012. Vol. 7: e31246. [doi:10.1371/journal.pone.0031246](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031246)

THE POTENTIAL OF DISTRIBUTION OF THE BROWN MARMORATED STINK BUG *HALYOMORPHA HALYS* (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE) IN EUROPE DETERMINED ON THE BASIS OF THE COMPARATIVE ANALYSIS OF THE ECOGEOGRAPHICAL BORDERS OF ITS RANGE

©2023 Afonin A.N.^{a, *}, Musolin D.L.^{b, **}

^a Saint Petersburg State Forest Technical University named after S.M. Kirov, St. Petersburg, 194021, Russia

^b European and Mediterranean Plant Protection Organization, Paris 75011, France

e-mail: *afonin-biogis@yandex.ru, **musolin@gmail.com

Halyomorpha halys is an invasive pest heteropteran. Based on the records of *H. halys* from its natural (East Asia) and invasive (North America and Europe) ranges and their comparison with the maps of the key environmental factors, the ecological and geographical boundaries of its distribution were identified and the limits of the ecological tolerance of the species in relation to the main environmental factors determining its distribution were clarified. The longer history of the species' invasion in North America, the features of the spatial distribution of environmental factors, and the location of the initial penetration allowed *H. halys* to occupy its potential ecological niche more fully in North America compared to Europe. A comparative ecogeographical analysis of the current distribution of *H. halys* in North America made it possible to estimate the near-term prospects for the distribution of this invader in Europe. In the coming years and under the current climate, the main expansion of *H. halys* in Europe might be in the easterly direction, i.e. through the territory of Ukraine, to the south of Belarus, and in the south-west of the Russian Federation. The extend of this advance will be associated primarily with the ability of *H. halys* to adapt to harsh overwintering conditions. Within large cities, which often serve as heat islands, establishment of sustainable populations of *H. halys* seems possible up to 55° N. At the same time, over a large part of Eastern Europe a few environmental factors have parameters which are pessimal for *H. halys*. This might contain the further spread of the species in Europe, hinder its naturalization, and reduce the occurrence of *H. halys* in these regions.

Key words: *Halyomorpha halys*, biological invasion, ecological boundaries, ecogeographical analysis, ecological niche, ecological niche modeling, range, tolerance limits.

ОБНАРУЖЕНИЕ *CRYPTOSTROMA CORTICALE* – ВОЗБУДИТЕЛЯ САЖИСТОЙ БОЛЕЗНИ КОРЫ КЛЁНА В РОССИИ

© 2023 Гниненко Ю.И.^{а, *}, Чилахсаева Е.А.^{а, *}, Серая Л.Г.^{б, **}, Ларина Г.Е.^{б, **}, Юферева В.В.^{с, ***}, Бондарева Е.В.^{б, **}, Ярыльченко Т.Н.^{с, ***}

^а Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Рослесхоз, г. Пушкино, Московская обл., 141202, Россия

^б Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, р. п. Большие Вязёмы, Московская обл., 143050, Россия

^с Национальный парк «Кисловодский», МПР, г. Кисловодск, Ставропольский край, 357700, Россия

e-mail: *yuivgnin-2021@mail.ru; **lgseraya@gmail.ru; ***vv_yufereva@mail.ru

Поступила в редакцию 22.01.2023. После доработки 30.10.2023. Принята к публикации 21.11.2023

В статье приведены данные о первом подтверждённом обнаружении на территории России патогенного микромицета *Cryptostroma corticale*, вызывающего сажистую болезнь клёна и опасного для человека. Приведены данные о симптоматике заболевания и первые данные о её распространении в России.

Ключевые слова: *Cryptostroma corticale*, сажистая болезнь клёнов.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-34-39

Введение

Гриб *Cryptostroma corticale* (Ellis & Everh.) Gregory & Waller, (Ascomycota, Pezizomycotina) был описан в 1889 г. в Северной Америке на клёне полевым *Acer campestre*. Естественный ареал этого патогена охватывает Северную Америку, где он встречается на клёне остролистном *A. platanoides* и клёне ясенелистом *A. negundo*. В Европе он является инвайдером.

Впервые в Европе *Cryptostroma corticale* был обнаружен в 1945 г. в Великобритании в парке графства Эссекс на клёне ложноплатановом (белом) *Acer pseudoplatanus* [Paviour-Smith, 1976; Abbey, 1978]. С момента первого обнаружения на Британских островах гриб медленно распространялся и к концу 1970-х гг. освоил бóльшую часть Великобритании. Сведения о новом заболевании клёнов, сажистом поражении коры, возбудителем которого является гриб *Cryptostroma corticale*, стали поступать из стран Европы только с начала XXI в. В 2005 г. в Париже были вырублены клёны, погибшие от этого гриба [Douzon, 2007]. Болезнь была обнаружена в Германии, Австрии и Нидерландах [EPPO, 2003-2015].

В 2014 г. патоген был определён в Чехии [Koukol et al., 2015], Швейцарии [Cochard et al., 2015], на *Acer platanoides* в Болгарии [Bencheva, 2014] и на *Acer pseudoplatanus* в северных Апеннинах в горном массиве Монтоволо в Италии [Longa et al., 2016].

В нашей работе при обследовании состояния древостоев национального парка «Кисловодский» в сентябре 2021 г. было обнаружено усыхание нескольких деревьев клёна белого *A. pseudoplatanus*. Однако этому факту не придали значения, и тогда болезнь не была выявлена. При повторном обследовании территории парка в 2022 г. было установлено, что число погибших деревьев клёна белого возросло. На других видах рода *Acer* на территории парка симптомы поражения патогеном не наблюдали.

Первое упоминание в отечественном информационном поле о клёнах с симптомами сажистой болезни коры было сделано в 2020 г. Синельниковым К.Ю. [2020] при обследовании посадочного материала для озеленения городских улиц на клёне остролистном. Им было высказано предположение, что это фитопатогенный гриб *Cryptostroma corticale*.

Но видовая принадлежность данного патогена биомолекулярными методами не была подтверждена, хотя приводимая симптоматика позволяла с высокой долей уверенности полагать, что был обнаружен именно *Cryptostroma corticale*.

Представители рода клён *Acer* L. обладают высокими декоративными, санитарными и хозяйственно-ценными качествами. Сейчас насчитывают около 150 видов, растущих преимущественно в умеренном поясе (рис. 1). Ареал включает территорию Северной Америки (за исключением субарктической части), северную часть Центральной Америки, Европы (за исключением субполярной и

полярной части), Северной Африки, горной системы Памир и Гималаи, Передней, Средней и Юго-Восточной Азии [Федоринова и др., 2017].

В Европейских странах по степени устойчивости выделяют клён остролистный, или платановидный *A. platanoides* и клён полевой *A. campestre*, как более устойчивые к сажистой болезни ствола, чем клён ложноплатановый, или белый, или явор *A. pseudoplatanus*.

Цель работы – первое описание усыхающих клёнов с симптомами поражения сажистой болезнью стволов и анализ морфологическими и молекулярно-генетическими методами присутствия *Cryptostroma corticale*.

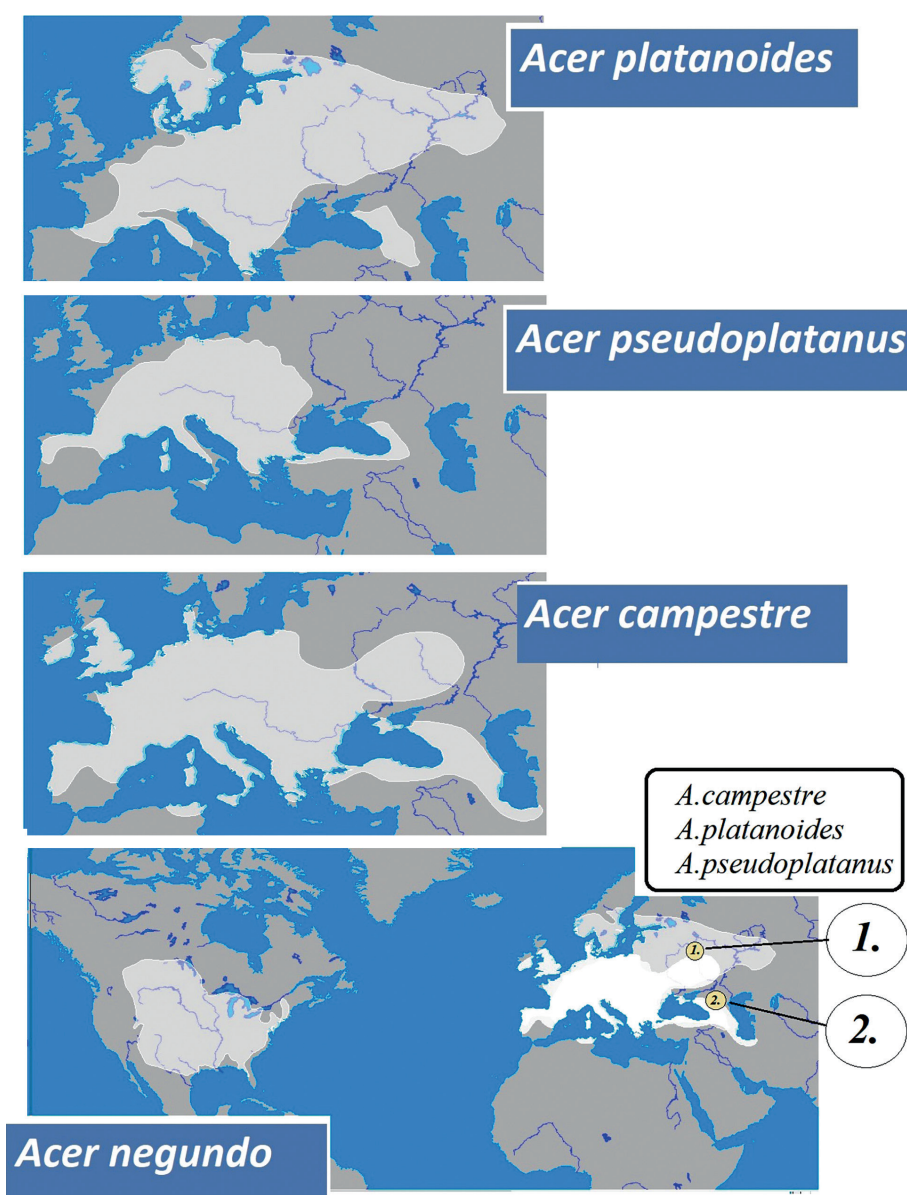


Рис. 1. Ареал видов рода *Acer*, поражаемых сажистой болезнью ствола и локации обнаружения *Cryptostroma corticale* в России: 1 – Московский регион, 2 – Ставропольский край (построено в электронной программе «EXPERTISE» [Ларина и др., 2004]).

Материал и методы

На территории национального парка «Кисловодский» был проведён отбор растительных проб (древесина, кора стволов и ветвей) в середине вегетационного сезона с пяти усохших деревьев с симптомами поражения сажистой болезнью стволов (городской округ Кисловодск, Ставропольский край, координаты GPS 43.897764° с. ш., 42.733610° в. д.). В специализированной лаборатории (ВНИИ фитопатологии, Россия) препарат конидий гриба исследовали под препаратальным микроскопом NIKON ECLIPSE E200 с применением метода прямой микроскопии [Теппер и др., 2004]. По морфологическим признакам определение видовой принадлежности фитопатогена проведено во временном препарате методом «висячей» капли в герметически изолированном пространстве. Из каждой пробы делали соскоб с поверхности налёта и помещали в каплю стерильной воды. Затем при малом увеличении микроскопа (100х) находили край капли и проводили исследование препарата при большом увеличении (400х). Для установления таксономической принадлежности гриба проведена молекулярно-ге-

нетическая идентификация с использованием метода сравнения нуклеотидных последовательностей. Нуклеиновые кислоты экстрагировали непосредственно из свежих конидий и амплифицировали с использованием праймеров ITS 5 и ITS 4 гена рДНК [Михайлова, Полищук, 2012].

Обсуждение

В подготовленном препарате свежих конидий из коры клёна, с симптомами поражения сажистой болезнью стволов, изучен материал и установлены морфологические характеристики *Cryptostroma corticale*. Конидии, находящиеся в цепочках, легко разбиваются в препарате, представлены одноклеточной, яйцевидной, яйцевидно-эллиптической и несколько прямоугольной формой, по причине бокового давления между конидиями, стоящими на соседних конидиеносцах (рис. 2). Стенка конидий гладкая тёмно-коричневого цвета, содержимое клетки прозрачное. Размер в диапазоне 4–7 × 3–4 мкм (стандартное отклонение от средних менее 5%). Полученные значения близки к параметрам, указанным для *Cryptostroma corticale* в рабо-

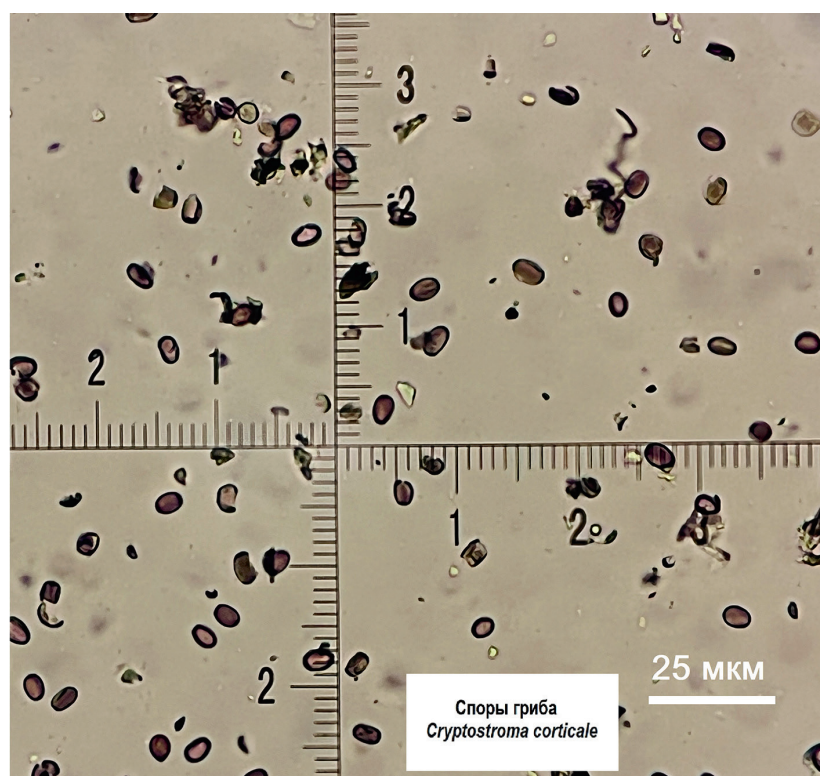


Рис. 2. Споры гриба *Cryptostroma corticale*, наблюдаемые в препарате из фрагментов коры *Acer pseudoplatanus* с ярко выраженным сажистым налётом (микроскоп NIKON ECLIPSE E200, увеличение 400х).

тах других авторов – $4-6 \times 3.5-4.0$ мкм [Ellis, Ellis, 1997], $4-7 \times 3-4$ мкм [Longa et al., 2016], $4.9-6.1 \times 3.1-4.0$ мкм [Ogris et al., 2021].

Под корой развивается обильное спороношение, конидиеспоры коричневые, мелкие в виде овальных зёрен (рис. 2). Поражённое дерево погибает довольно быстро, и под отслаивающимися кусками погибшей коры можно видеть интенсивное развитие гриба (быстрое увеличение площади поражаемой древесины) в виде черни (сажистого налёта) (рис. 3).

Фитопатоген может годами и десятилетиями «консервироваться» внутри дерева, ничем себя не проявляя. Но в стрессовых условиях длительного засушливого лета он начинает расти и размножаться в ослабленных или погибающих от дефицита влаги клёнах. В сочетании условий жаркой погоды и понижения уровня грунтовых вод, когда корни дерева не могут глубоко проникать в почву и не способны обеспечить его водой, болезнь

активно развивается. В настоящее время известно, что *Cryptostroma corticale* латентный захватчик ран и условно-патогенный возбудитель, проявляющийся в жаркие и засушливые периоды, когда он быстро проникает в древесину [Ogris et al., 2021]. Погодные условия в Ставропольском крае отличались влажными годами: в 2017 г. выпало 494 мм осадков, в 2021-м – 532 мм, а в сухой 2018 г. – 362 мм, 2019 г. – 330 мм и 2020 г. – 283 мм, при средней сумме осадков равной 392 мм в год. Поэтому интенсивность развития сажистой болезни ствола на клёнах в 2021 и 2022 гг. ожидаема, что и подтвердили наши наблюдения.

Развитие болезни приводит к поражению ствола, гибели ветвей и всего дерева (рис. 4). Наиболее часто страдают от фитопатогена молодые деревья с гладкой корой. Патоген поражает и приводит к гибели несколько видов клёнов, в том числе, клён ясенелистный *A. negundo*, который в настоящее время очень



Рис. 3. Отслаивание коры и чёрное спороношение на коре и древесине *Acer pseudoplatanus*.

широко распространился не только в озеленении, но и в естественных лесах [Гниненко, 1995; Emelyanov, Frolova, 2011; Веселкин и др. 2021].

Современные работы по интродукции растений рода *Acer*, в том числе для нужд регионов, показали перспективность широкого ассортимента видов клёна для различных сфер зелёного строительства. Отмечают, что наиболее устойчивы и преобладают в региональной культуре следующие виды: *Acer campestre*, *A. ginnala*, *A. negundo*, *A. platanoides*, *A. p. f. globosum*, *A. p. f. schwedleri*, *A. pseudoplatanus*, *A. p. f. rubrum*, *A. saccharinum*, *A. tataricum* [Федоринова и др., 2017]. Как видим, чувствительные к сажистой болезни коры виды также рекомендованы, а значит риск распространения фитопатогена высок. Данный гриб представляет опасность для здоровья людей – в период обильного спороношения вызывает аллергию и заболевания органов дыхания, в том числе, гиперчувствительный пневмонит [Emanuel et al., 1966; Braun et al., 2021].

Заключение

В России выявлен новый инвазивный патоген *Cryptostroma corticale* – возбудитель сажистой болезни коры, который представляет опасность для лесов и озеленительных посадок, в составе которых есть представители рода клён *Acer*. Морфологические и биомолекулярные (секвенирование до видового подтверждения фитопатогена) исследования подтвердили наличие *Cryptostroma corticale* на поражённых деревьях *Acer pseudoplatanus*, который в настоящее время не был официально описан, как встречающийся в России. Его биология в новых местах обитания не изучена, полностью отсутствуют меры защиты от него. Не известно и его распространение на территории страны. Однако вероятное обнаружение его в Европейской части России ещё в 2020 г. и обнаружение в 2022 г. в Ставропольском крае позволяет допустить, что фитопатоген уже весьма широко распространён в России, что требует незамедлительного проведения специальных обследований, так как гриб может представлять опасность для людей.



Рис. 4. Погибшие от сажистой болезни клёны.

Финансирование работы

Работа проведена в рамках выполнения государственного контракта № 233 от 09 августа 2022 г. и государственного задания ФБУ ВНИИЛМ по теме 20 на проведение прикладных научных исследований в сфере деятельности Федерального агентства лесного хозяйства.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Рафикова О.С., Липихина Ю.А., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пустовалова Л.А., Яковлева А.В. Затенение и перехват света в зарослях инвазивных видов *Acer negundo* и

- Sorbaria sorbifolia* // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 4. С. 30–42.
- Гниненко Ю.И. Тенденции изменения видового состава лесов в пойме реки Урал // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск: ТГУ, 1995. С. 86–87.
- Ларина Г.Е., Мыценко А.В., Стасев Д.Г. Реестр программ для ЭВМ «EXPERTISE». 2004. // (<https://patentinform.ru/programs/reg-2016618563.html>). Проверено 23.08.2023.
- Михайлова Ю.В., Полищук А.Г. Молекулярная идентификация представителей Zygomycetes из российской коллекции патогенных грибов по нуклеотидным последовательностям рДНК. // Проблемы медицинской микологии. 2012. Т. 14. № 3. С. 59–63.
- Синельников К.Ю. Сажестый гриб клёна – *Cryptostroma corticale*. 11.03.2020 // (<https://vitusltd.ru/blog/lesozaschita/18614>). Проверено 31.10.2023.
- Теппер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии. М.: Дрофа, 2004. 256 с.
- Федоринова О.И., Козловский Б.Л., Куропятников М.В. Итоги интродукционного испытания видов рода *Acer* L. в Ботаническом саду Южного федерального университета: Монография. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮФУ, 2017. 172 с.
- Abbey S.D. The morphology and physiology of *Cryptostroma corticale*. PhD Theses (Chemistry). 1978. 229 p. // (<https://hdl.handle.net/2134/12538>). Проверено 31.10.2023.
- Bencheva S. First report of *Cryptostroma corticale* (Ellis & Everh.) P.H. Greg. & S. Waller on *Acer platanoides* L. in Bulgaria // *Silva Balcanica*. 2014. № 15 (2). С. 101–104
- Braun M., Klingelhöfer D., Groneberg D.A. Sooty bark disease of maples: The risk for hypersensitivity pneumonitis by fungal spores not only for woodman // *J. Occup. Med. Toxicol*. 2021. Vol. 16. 2. DOI: 10.1186/s12995-021-00292-5
- Cochard B., Crovadore J., Bovigny P.Y., Chablais R., Lefort F. First reports of *Cryptostroma corticale* causing sooty bark disease in *Acer* sp. in Canton Geneva, Switzerland // *New Disease Reports*. 2015. Vol. 31. Issue 1. P. 8–8. DOI: 10.5197/j.2044-0588.2015.031.008
- Douzon G. La suie de l'érable: un bon indicateur d'été chaud. Bilan de la santé des forêts en 2006. Département de la santé des forêts, 2007. P. 1–2
- Ellis M.B., Ellis J.P. Microfungi on land plants: an identification handbook. The Richmond Publishing Co. Ltd., England. 1997. 868 p.
- Emanuel D.A., Wenzel F.J., Lawton B.R. Pneumonitis due to *Cryptostroma corticale* (Maple-bark disease) // *N Engl J Med*. 1966. Jun 23. 274 (25). P. 1413–1418. DOI: 10.1056/NEJM196606232742504.
- Emelyanov A.V., Frolova S.V. Ash-leaf maple (*Acer negundo* L.) in coastal phytocenoses of the Vorona River // *Rus. J. Biol. Invasions*. 2011. Vol. 2. No. 2–3. P. 161–163. <https://doi.org/10.1134/S2075111711030052>
- EPPO Global Database. 2015. // (<https://gd.eppo.int/taxon/CRPSCO>). Проверено 31.10.2023.
- Koukol O., Kelnarová I., Černý K. Recent observations of sooty bark disease of sycamore maple in Prague (Czech Republic) and the phylogenetic placement of *Cryptostroma corticale* // *Forest Pathology*. 2015. Vol. 45. Issue 1. P. 21–27. DOI:10.1111/efp.12129
- Longa C.M.O., Vai N., Maresi G. *Cryptostroma corticale* in the northern Apennines (Italy). // *Phytopathologia Mediterranea*. 2016. Vol. 55. No 1. P. 136–138. DOI: 10.14601/Phytopathol_Mediterr-17164
- Ogris N., Brglez A., Piškur B. Drought Stress Can Induce the Pathogenicity of *Cryptostroma corticale*, the Causal Agent of Sooty Bark Disease of Sycamore Maple // *Forests*. 2021. Vol. 12. No. 3. P. 377. DOI:10.3390/f12030377
- Paviour-Smith K. How far has *Cryptostroma corticale* spread in Britain? // *Bulletin of the British Mycological Society*. 1976. Vol. 10. Issue 1. P. 16–19

REVELATION OF *CRYPTOSTROMA CORTICALE*, THE CAUSATIVE AGENT OF SOOTY MAPLE BARK DISEASE, IN RUSSIA

© 2023 Gninenko Yu.I.^{a,*}, Chilakhsaeva E.A.^{a,*}, Seraya L.G.^{b,**}, Larina G.E.^{b,**},
Yufereva V.V.^{c,***}, Bondareva E.V.^{b,**}, Yarylchenko T.N.^{c,***}

^a All-Russian Research Institute for Silviculture and Forestry Mechanization of Forestry, Roslekhov, Pushkino, Moscow Region, 141202, Russia

^b Federal State Budgetary Scientific Establishment the All-Russian Scientific Research Institute of a Phytopathology (VNIIF), r.p. Bolshie Vyazemy, Moscow Region, 143050, Russia

^c Kislovodsk National Park, Ministry of Natural Resources, Kislovodsk, Stavropol Territory, 357700, Russia;
e-mail: *yuivgnin-2021@mail.ru; **lgseraya@gmail.ru; ***vv_yufereva@mail.ru

The article presents data on the first confirmed detection of the pathogenic micromycete *Cryptostroma corticale* in Russia, which causes sooty maple disease and is dangerous to humans. The data on the symptoms of the disease and the first data on its spread in Russia are given.

Key words: *Cryptostroma corticale*, sooty maple disease.

О ПРИЧИНАХ РАСШИРЕНИЯ АРЕАЛА *LIMENITIS SYDYI* (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) В ЗАБАЙКАЛЬЕ

© 2023 Гордеев С.Ю.^{а *}, Гордеева Т.В.^{а **}, Корсун О.В.^{б ***}

^а Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, 670047, Россия

^б Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, 672014, Россия
e-mail: *gordeevs07@mail.ru; **tagor71@mail.ru; ***olegkorsun@mail.ru

Поступила в редакцию 03.05.2023. После доработки 21.10.2023. Принята к публикации 13.11.2023

Работы на территории Забайкалья с 1990-х по 2020-е гг. позволили отметить расширение ареала неморального вида *Limenitis sydyi* (Lepidoptera, Nymphalidae) в глубь Сибири (от 120° до 110° в. д.). До 2000-х гг. он не был известен в Восточной Сибири западнее долготной линии Чита – Кыра, позднее стал нередким в районе Читы, а с 2012 г. отмечен на территории Республики Бурятия. Анализ размещения этого ленточника в Забайкалье выявил, что для него наиболее предпочтительны разреженные леса с лиственницей (*Larix*) и берёзой (*Betula*), в долинах рек второго порядка на высотах 400–600 м над ур. моря. Широкие и узкие долины рек ему мало пригодны. Также для *L. sydyi* необходимы достаточно высокие показатели влажности воздуха в отдельные периоды его жизненного цикла (май – июнь и сентябрь) и уровень снегового покрова не менее 10–20 см.

Ключевые слова: Юго-Восточная Сибирь, дневные чешуекрылые, экспансия, изменения климата, многолетний мониторинг, статистическое моделирование.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-40-53

Введение

Забайкалье – обширный физико-географический регион юго-восточной части Сибири, расположенный к востоку от оз. Байкал. Его протяжённость более 1200 км в широтном направлении (от юго-западной оконечности Байкала до места слияния рек Шилки и Аргунь) и 1000 км – в меридиональном (от границы с Китаем и Монголией до Патомского нагорья) [Константинов и др., 2009, с. 186]. Восточная его часть, территория от русла р. Аргунь до Хэнтэй-Чикойского нагорья, испытывает заметное влияние воздушных влажных масс Тихого океана [Мухина и др., 1965, с. 374; Сочава, 1980, с. 70], иссякающих по мере прохождения в глубь Забайкалья [Картушин, 1968]. Вследствие этого граничащая с Китаем территория этого региона – Приаргунье – заметно обогащена дальневосточными элементами флоры [Дылис и др., 1965, с. 235; Дулепова, 1985, с. 15–17; Бондаревич и др., 2013, с. 10–12] и фауны [Graeser, 1888; Чиколовец, 1994; Дубатолов, Костерин, 1999; Дубатолов и др., 2003; Гордеев и др., 2011]. Неморальные виды Papilionoidea (дневные чешу-

екрылые) в Сибири связаны с элементами широколиственных лесов, главным образом, не трофически, а пространственно (топически) [Dubatolov, Kosterin, 2000, p. 142, 150]. Если в нижнем течении Аргуни насчитывается до девяти видов дневных бабочек, чьи гусеницы развиваются на неморальных растениях: *Erynnis montanus* Brem., *Papilio xuthus* L., *Japonica lutea* Hw., *Neozephyrus japonicus* Mrr., *Favonius taxila* Brem., *F. cognatus* Stgr., *Nordmannia w-album* Knoch, *Mimathyma nycteis* Mén., *Neptis thisbe* Mén. [Graeser, 1888; Дубатолов, Костерин, 1999; Дубатолов, Гордеев, 2002; Дубатолов и др., 2003], то в 300 км юго-восточнее в нижнем течении рек Онон и Нерча их число снижается до двух: *N. japonicus* Mrr., *N. w-album* Knoch. Это место является западным пределом прохождения (или резкого снижения численности) ряда топических неморальных видов Papilionoidea (табл. 1). Вместе с тем и к западу от этой линии в Забайкалье существуют участки, где отдельные виды данной группы нередки (рис. 1), а представители рода *Apatura* расширяют ареал [Yakovlev, Kostyunin, 2015; Gordeev, Gordeeva, 2020].

Таблица 1. Неморальные виды Papilionoidea, отсутствующие или сравнительно редкие в западной провинции Восточного Забайкалья западнее линии Онон – Нерча.

Виды Papilionoidea западнее линии Онон - Нерча	Кормовое растение гусениц	Приуроченность в Забайкалье
сокращающие численность	семейство/род/вид	ландшафт/биотоп
<i>Muschampia protheon</i> Rambur	<i>Phlomis tuberosa</i>	Сухие и мезофитные участки склонов и долин
<i>Heteropterus morpheus</i> Pallas	Рoaceae, Cyperaceae	Влажные пойменные луга
<i>Fixsenia pruni</i> L.	<i>Padus avium</i>	Долинные приречные заросли
<i>Nordmannia latior</i> Fixsen	<i>Rhamnus sp., Armeniaca sibirica</i>	Межгорно-низкогорные закустаренные участки
<i>Celastrina fedoseevi</i> Korsh. et Ivonin	В т. ч. на <i>Dictamnus dasycarpus</i>	Открытые лесные места
<i>Apatura iris</i> L.	<i>Salix sp., Populus sp.</i>	Предгорно-низкогорные мелколиственные леса
<i>Apatura ilia</i> Den. et Schiff.	<i>Salix sp., Populus sp.</i>	Предгорно-низкогорные мелколиственные леса
<i>Apatura metis</i> Frr.	<i>Salix sp., Populus sp.</i>	Прибрежные пойменные заросли
<i>Limenitis sydyi</i> Led.	<i>Lonicera sp., Spiraea sp.</i>	Предгорно-низкогорные мелколиственные леса
<i>Neptis tshetverikovi</i> Kurentzov	Предположительно <i>Betula platyphyla</i>	Предгорно-низкогорные мелколиственные леса
<i>Mellicta plotina</i> Brem.	Предположительно Scrophulariaceae	Влажные пойменные луга
отсутствующие	семейство/род/вид	ландшафт/биотоп
<i>Pyrgus schansiensis</i> Reverdin	Предположительно Rosaceae	Пойменные луга долин и падей
<i>Parnassius stubbendorffii bodemeyeri</i> Bryk	<i>Corydalis sp.</i>	Влажные пойменные луга
<i>Neozephyrus japonicus</i> Mrr.	<i>Alnus hirsuta</i>	Долинные приречные заросли
<i>Fixsenia herzi</i> Fixsen	<i>Malus baccata, Padus avium</i>	Долинные приречные заросли
<i>Niphanda fusca</i> Brem. et Grey	В т. ч. <i>Pinus sylvestris, Lonicera sp.</i> , мирмекофил	Долинные луга и горные склоны
<i>Limenitis helmanni</i> Led.	<i>Lonicera sp.</i>	Предгорно-низкогорные мелколиственные леса
<i>Damora sagana</i> Dbld.	<i>Viola sp.</i>	Закустаренные луга долин и падей
<i>Kirinia epimenides</i> Mén.	Рoaceae, Cyperaceae	Пойменные перелески долин
<i>Melanargia halimede</i> Mén.	Рoaceae	Открытые участки лесостепей

В связи с этим значительный интерес представляет вид ленточник таволговый (*Limenitis sydyi* Led.), в последние годы обнаруженный в Забайкалье западнее известных прежде мест обитания. Цель работы – выяснить биологию и особенности распространения *L. sydyi* в Забайкалье.

Материал и методы

Термину «Восточное Забайкалье» в данной работе соответствует территория, очерченная административными границами За-

байкальского края, «Западное Забайкалье» – Республики Бурятия. Основой послужил материал чешуекрылых, собранный авторами в период с 1990-х гг. по настоящее время. В местах Забайкалья, наиболее пригодных для обитания неморальных видов, исследования проводились в 1999–2020 гг. Отдельные точки их находок определялись как ключевые с целью выяснения, является ли здесь такой вид временным или существует постоянно. Для количественной оценки видов проводились маршрутные учёты по методике, опи-

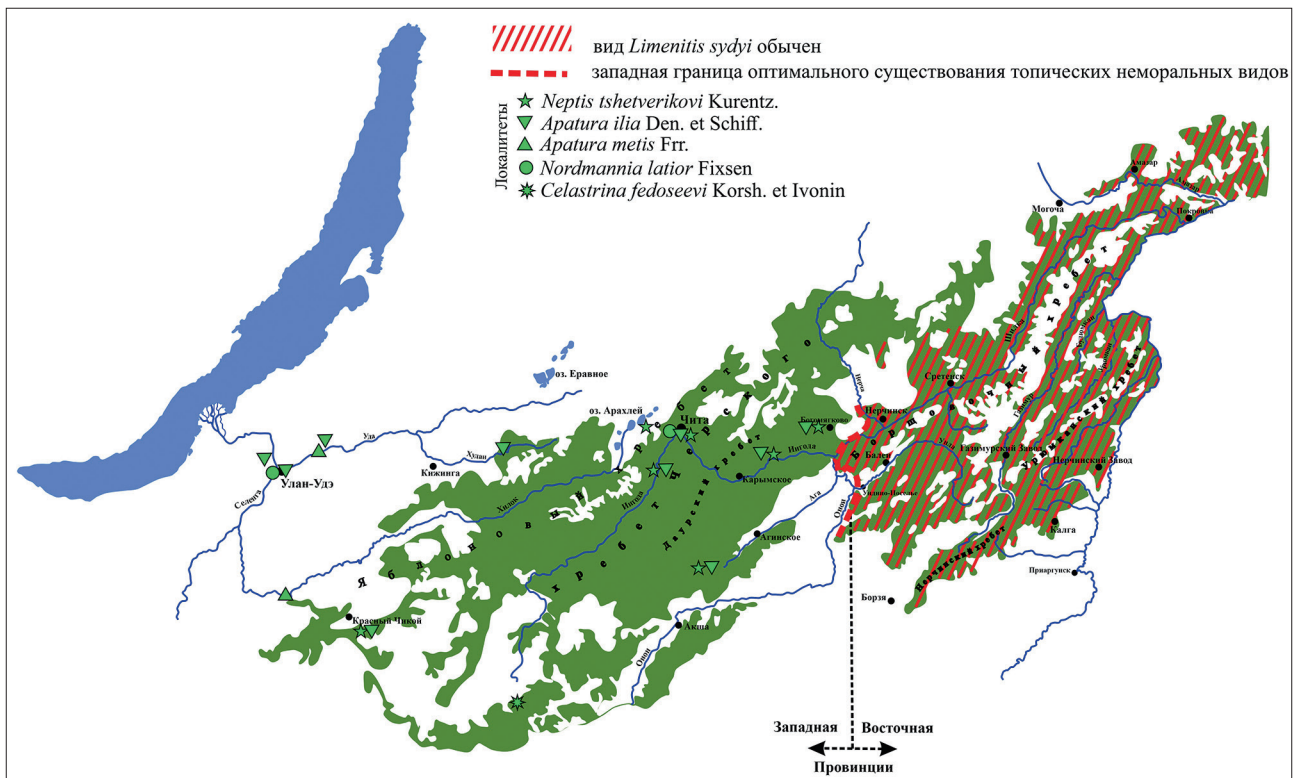


Рис. 1. Оптимальные места существования *Limenitis sydyi* в Забайкалье и локалитеты неморальных видов Papilionoidea западнее линии «Онон – Нерча».

санной ранее [Гордеев, 2006, с. 5–6]. Вид считался редким, если после пересчётов его численность составляла менее одной особи на единицу площади, и обычным – от одной особи и более [Кузякин, 1962, с. 56]. В каждой новой точке обнаружения часть экземпляров неморальных видов отлавливалась, фиксировалась, определялась. Собранный материал хранится в энтомологических коробках и на матрасиках в лаборатории экологии и систематики животных Института общей и экспериментальной биологии СО РАН г. Улан-Удэ (ЛЭиСЖ ИОЭБ). При анализе распространения *Limenitis sydyi* Led. в Забайкалье также была задействована литература, касающаяся этой территории. При регистрации сроков начала вылета неморальных видов во внимание принимались сведения, не вызывающие сомнений. Это возможно либо в случае постоянного нахождения в нужном месте во время предстоящего вылета вида, либо при появлении здесь исследователя сразу же после периода холодных и дождливых погод, обычных в Забайкалье в последних числах июня, первых – июля. На схеме жизненного цикла *L. sydyi* отсутствуют сведения о преимагинальных

стадиях (яйцо, гусеница) развития этого вида по причине неполной их изученности. При построении схем распространения принимались во внимание ландшафтные и климатические карты [Картушин, 1968; Михеев, Ряшин, 1977]. При этом учитывались природные параметры, соответствующие географическим точкам обнаружения вида. Так, наложенные на карту ландшафтов юга Восточной Сибири находки *L. sydyi* совпали с местами произрастания лиственницы (*Larix sp.*) оптимального развития и берёзы плосколистной (*Betula pendula* Roth).

Для выявления связи факторов среды с неоднородностью размещения *L. sydyi* в Забайкалье применена программа MSEXcel – XLSTAT 2018 (Addinsoft, France), метод главных компонент (Principal Component Analysis, PCA). В анализ включены следующие факторы: высота над уровнем моря (Hight), орография местности (Or), порядок рек (Riv); ширина дорог (Dor), высота снегового покрова (Sn); помесечное атмосферное увлажнение в тёплый период с мая по сентябрь (АН5-9); суммы активных температур воздуха выше +10 °C (t_{10}); преобладание лесообразующих

пород (*Larix, Betula*); биотопы, подробно указанные под диаграммой (sel, poim, dol, luga, orush, dub_thb, ml); ориентальность – близость к востоку (То_Е); коэффициент увлажнения (См) по Иванову – Высоцкому ($Cm = P/E$, P – среднегодовое количество осадков, E – величина годовой испаряемости).

Иллюстрации выполнены в программах CorelDRAW 2020 и Adobe Photoshop 2021. Система дневных бабочек соответствует последним работам [Стрельцов, 2016; Дубатов и др., 2019а, б].

Места встреч. Ленточник таволговый, *Limenitis sydyi* Lederer, 1853 – представитель восточной неморальной фауны Lepidoptera [Dubatolov, Kosterin, 2000, с. 155]. Этот вид имеет разорванный ареал, западная часть которого находится в центре Евразийского континента (Западный Алтай: Северо-Восточный Казахстан, Россия; Северо-Западный Китай), восточная занимает российский Дальний Восток и Восточное Забайкалье, полуостров Корея, Северный, Северо-Восточный и Центральный Китай [Куренцов, 1970; Dubatolov, Kosterin, 2000; Gorbunov, 2001; Коршунов, 2002; Tshikolovets et al., 2002, 2009; Дубатов и др., 2005; Gorbunov, Kosterin, 2007].

Для территории Забайкалья (Восточное Забайкалье) этот ленточник впервые приводится у О. Штаудингера [Staudinger, 1892, р. 109, 123, «Transbaikalien»], позже в рабо-

тах А.И. Куренцова [1960, с. 11, «Забайкалье»], М.Г. Сергеева [1988, с. 14, «окрестности Нерчинска»], В.В. Чиколовца [1994, с. 76, «пгт Амазар, 30 км ЮЗ пгт Карымское»], Ю.П. Коршунова и П.Ю. Горбунова [1995, с. 75, «В. Забайкалье»], В.В. Дубатолова, О.Э. Костерина [1999, с. 212, «Нерзавод, падь Записина, 42 км СВ поста Середняя, падь Половинная, нижнее течение рек Будюмкан, Газимур»]; Dubatolov, Kosterin, 2000, р. 163, map], В.С. Мурзина [Murzin, 2000, р. 18, «Transbaikalia»], Ю.П. Коршунова [2000, с. 54, «В. Забайкалье»]; 2002, с. 228, «Вост. Забайкалье»], а также в обобщившей все предыдущие сведения о Papilionoidea Забайкалья монографии В.В. Чиколовца с соавторами [Tshikolovets, Bidzilya, Golovoskin, 2002, с. 169–170, «with including new record from «Shara»»]; П.Ю. Горбунова [Gorbunov, 2001, с. 158, map], П.Ю. Горбунова, О.Э. Костерина [Gorbunov, Kosterin, 2007, р. 32, «Е. Transbaikalia»], В.В. Дубатолова и др. [2004, с. 258], С.К. Корба [Korb, 2005, р. 70, «East Transbaikal»], С.К. Корба и Л.В. Большакова [2011, с. 28–29, «В. Забайк.»]; Korb, Bolshakov, 2016, р. 81, «Е. Transbaikal.», С.Ю. Гордеева [2011, с. 58–60], А.Н. Стрельцова [2016, с. 249 «Заб.»] (рис. 2).

Примечательно, что он не указан Л. Грезером для Покровки и Усть-Стрелки – сёл, расположенных у места слияния Шилки и

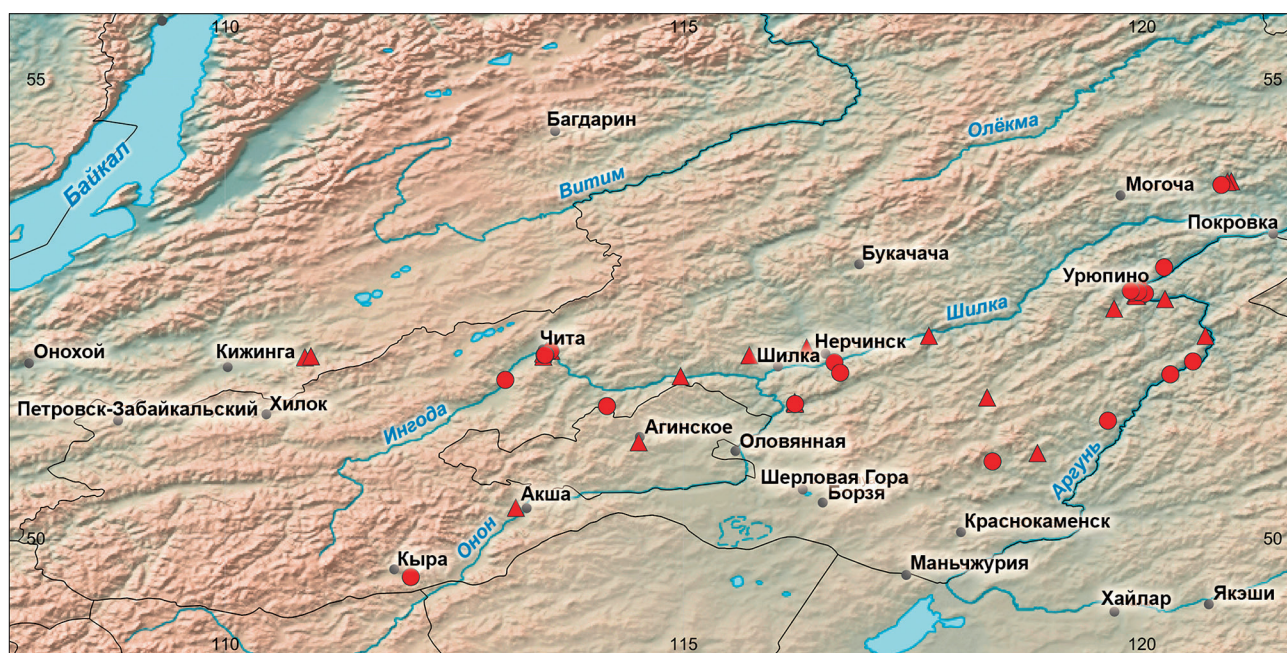


Рис. 2. Находки *L. sydyi* в Забайкалье: ● – опубликованы, ▲ – не опубликованы.

Таблица 2. Координаты находок ленточника таволгового в Бурятии

№п/п	Место находки	Время сбора материала	Широта (° с. ш.)	Долгота (° в. д.)	Высота над ур. м.	Кол-во (экз.)
1	3.5 км СВ с. Хуртэй	14.VII.2019	51.9694	110.8701	791	2
2	8.5 км СВ с. Хуртэй	15.VII.2019	51.9802	110.9361	790	1*
3	7 км З с. Могсохон	14.VII.2020	51.8983	110.2208	709	1
4	3.5 км СВ с. Хуртэй	15.VII.2020	51.9761	110.8236	803	1
5	14.5 км СВ с. Хуртэй	15.VII.2020	51.9936	111.0186	807	1

Примечание: экз. – количество экземпляров; * – визуальное обнаружение.

Аргуни. Здесь энтомолог из Германии работал в течение лета (со второго июня по восьмое сентября) 1883 г. и отметил значительное число неморальных видов Papilionoidea: *Parnassius bremeri* Feld., *Pieris melete* Mén., *Neozephyrus japonicus* Mrr. (в оригинальной работе – *Thecla Japonica* Murray), *Niphanda fusca* Brem. et Grey (*Thecla Fusca* Brem.), *Apatura iris* L., *Mimathyma nycteis* Mén. (*Apatura Nycteis* Mén.), *Neptis tshetverikovi* Kurentzov (*Neptis Thisbe* Mén.), *Argynnis laodice* Pallas, *A. sagana* Dbld. [Graeser, 1888, s. 64–94; Новомодный, 2003, с. 22–24], большинство из которых наряду с *L. sydyi* встречаются в нижнем течении Будюмкана [Дубатов, Костерин, 1999]. Труднодоступностью этих мест (истоки Амура) в Забайкалье объясняется отсутствие повторных указаний на обитание видов *M. nycteis*, *A. laodice*, отсутствие информации о *Parnassius stubbendorffii*, *Limenitis sydyi*, *L. helmanni* и о других видах, которые на самом деле должны быть здесь обычны.

До 2000-х гг. этот ленточник не был известен в Забайкалье западнее линии Чита – Кыра [Чиколовец, 1994, с. 76; Дубатов и др., 2004, с. 258; Tshikolovets et al., 2002, p. 169–170]. В начале 2000-х гг. выяснилось, что в районе г. Читы он нередок (в местах его обитания здесь можно за один час учётного времени насчитать до 1–2 особи) и как редкий проходит западнее, до пос. Лесной Городок (60 км западнее г. Читы). Далее к западу, в отличие от переливниц (*Apatura sp.*) и пеструшки Четверикова (*Neptis tshetverikovi* Kurentzov), *L. sydyi* не отмечен [Гордеев, 2016, с. 564–565]. С 2012 г. контрольным участком мониторинга неморальных видов стала территория восточной части Бурятии в

верхнем течении р. Худан (Кодун), где в смешанных лиственнично-мелколиственных лесах были найдены виды *Apatura iris* L., *A. ilia* Den. et Schiff. Четырнадцатого июля 2019 г. в 3.5 км СВ с. Хуртэй первым автором здесь были отмечены две самки *L. sydyi* и один экземпляр визуально – 15 июля 2019 г. в 8.5 км СВ с. Хуртэй (табл. 2; рис. 3).

Экология вида и особенности его распространения в Забайкалье. В западной части (дизъюнкции) ареала (Западный Алтай) *L. sydyi* придерживается долин ручьёв с зарослями жимолости на высотах 200–800 м над ур. моря и более (до 1000 м) [Коршунов, Горбунов, 1995, с. 75; Tshikolovets et al., 2009, p. 230]. На Дальнем Востоке он связан с нагорными дубравами, долинными широколиственными, смешанными и мелколиственными лесами [Коршунов, Горбунов, 1995, с. 75; Дубатов и др., 2014, с. 115] и проходит там «до северной границы многопородных широколиственных лесов» [Дубатов и др., 2014], где встречается уже одиночными экземплярами и «только в долинных лиственных лесах» [Куренцов, 1970, с. 95]. На Западном Алтае имаго активны со второй декады июня до конца июля – первых чисел августа, на Дальнем Востоке – с третьей декады июня до середины августа [Коршунов, 2002, с. 228–229; Tshikolovets et al., 2009, p. 230; Дубатов и др., 2010, с. 264; 2014, с. 115; Яковлев, Найдёнов, 2014, с. 297]. В литературных источниках указано питание имаго ленточника таволгового на цветах *Heracleum dissectum* Ledeb., *Spiraea sp.*, *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun. Для Дальнего Востока отмечено частое посещение бабочками цветов розоцветных [Куренцов, 1970, с. 95; Коршунов, Горбунов, 1995, с. 75]. В качестве кормовых растений гусениц

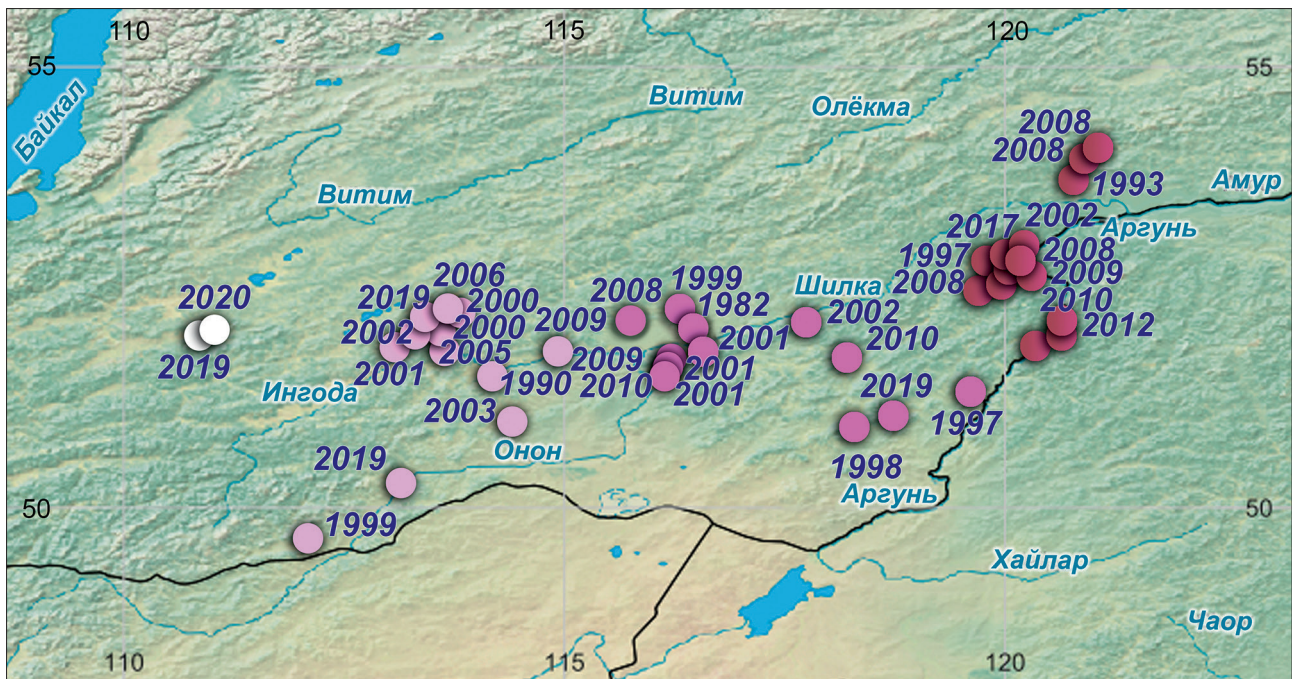


Рис. 3. Точки обнаружения *L. sydyi* в Забайкалье в разные годы.

L. sydyi отмечены *Lonicera sp.* (жимолость) и *Spiraea sp.* (таволга) [Куренцов, 1970, с. 95; Дубатолов и др., 2014, с. 115]. Гусеницы зимуют [Сочивко, Каабак, 2012, с. 132]. После зимовки в мае – июне они активно питаются [Куренцов, 1970, с. 95]. На Западном Алтае окукливание происходит в июне, стадия куколки длится 10–12 дней [Коршунов, 2002, с. 229].

В Забайкалье известно 75 точек находок имаго *Limenitis sydyi*, отмеченных по долинам рек второго-третьего (реже – четвертого) порядков р. Амур, в одном случае – второго порядка р. Селенги, в основном – на влажных участках лесных грунтовых дорог. Этот вид обычен в восточной провинции Забайкалья, от её восточных границ до нижнего течения рек Онон и Нерча [Сергеев, 1988, с. 14; Гордеев, 2011, с. 59] (54 точки, или 72% общих мест находок в Забайкалье) в лиственных и смешанных лесах (рис. 1).

По ранее выполненной классификации [Гордеев, 2011, с. 58] *L. sydyi* предпочитает здесь предгорно-низкогорные мелколиственные леса, подобно видам *Apatura iris* L., *A. ilia* Den. et Schiff., *Limenitis populi* L., *L. helmanni* Ld., *Neptis sappho* Pallas, *N. tshetverikovi* Kurentzov. Выше уровня рек бабочки поднимаются в среднем на 190 м, хотя в районе села Калга один экземпляр найден

на высоте 830 м над ур. моря. В Приаргунье в чёрноберёзово-дубовых гребневых лесах на высоте 570 м над ур. моря на кормовом растении отмечен экзуйв куколки *L. sydyi* – свидетельство того, что вид на водоразделах не является залётным (рис. 4). Западнее и юго-западнее линии Онон – Нерча (западная провинция) он встречается, как правило, единичными экземплярами (21 точка находок, или 28%). Здесь ленточник таволговый найден большей частью в долинных мелколиственных и смешанных с преобладанием берёзы лесах. Выше уровня рек он поднимается в среднем на 90 м. Отдельные бабочки (окр. г. Читы, пос. Кыра) встречены на водоразделах с высотой 1010–1030 м над ур. моря, что говорит о способности преодолевать средневысотные хребты. Средняя высота обнаружения встреченных экземпляров для восточной провинции Забайкалья – 576 м над ур. моря, для западной – 756 м над ур. моря, что связано с большей приподнятостью над уровнем моря центральной части Южного Забайкалья. В связи с тем, что кормовые растения гусениц ленточника таволгового распространены в Забайкалье (как и по всей Сибири) повсеместно [Флора Сибири, 1988, с. 10–20, 132–173; 1996, с. 128–133], можно считать, что трофический фактор его распространению не препятствует. Питание имаго *L. sydyi* на цветах растений



Рис. 4. Экзувий куколки *L. sydyi*.

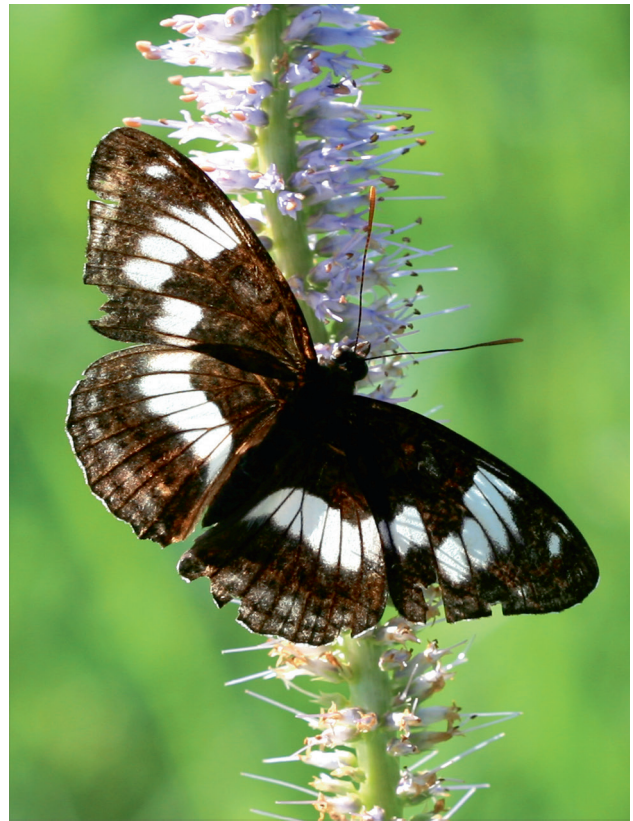


Рис. 5. Имаго *L. sydyi*.

в регионе не характерно: немногочисленные бабочки отмечены кормящимися на вероничнике (*Veronicastrum sibiricum* (L.) Pennell) (рис. 5), борщевике (*Heracleum dissectum* Ledeb.), рябиннике (*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun), лилии (*Lilium pensylvanicum* Ker Gawl.), в большинстве же случаев – на навозе травоядных, обгорелой коре, потребляющими соки деревьев, соли с кожи крупных млекопитающих, растворённые минералы на сырых участках дорог.

В восточной провинции Забайкалья бабочки *L. sydyi* активны с начала третьей декады июня до середины августа (рис. 6). В районе Читы сроки их вылета запаздывают в среднем на пять дней. В пределах Бурятии (если этот вид здесь зимует) они смещены ближе к июлю, о чём косвенно можно судить по активности вида *Apatura ilia* Den. et Schiff., время вылета которого в Забайкальском крае сходно с *L. sydyi* (табл. 3; рис. 7).

Таблица 3. Начало времени вылета *Apatura ilia* в Забайкалье

Восточное Забайкалье (Забайкальский край)		Западное Забайкалье (Республика Бурятия)	
долина р. Аргунь	долина р. Ингода	долина р. Уда	долина р. Баргузин
21.06.2010			
	25.06.2000		
	26.06.2002		
	27.06.2005		30.06.2017
		03.07.2011	
		14.07.2012	
		15.07.2013	
		09.07.2015	
		05.07.2016	
		01.07.2018	

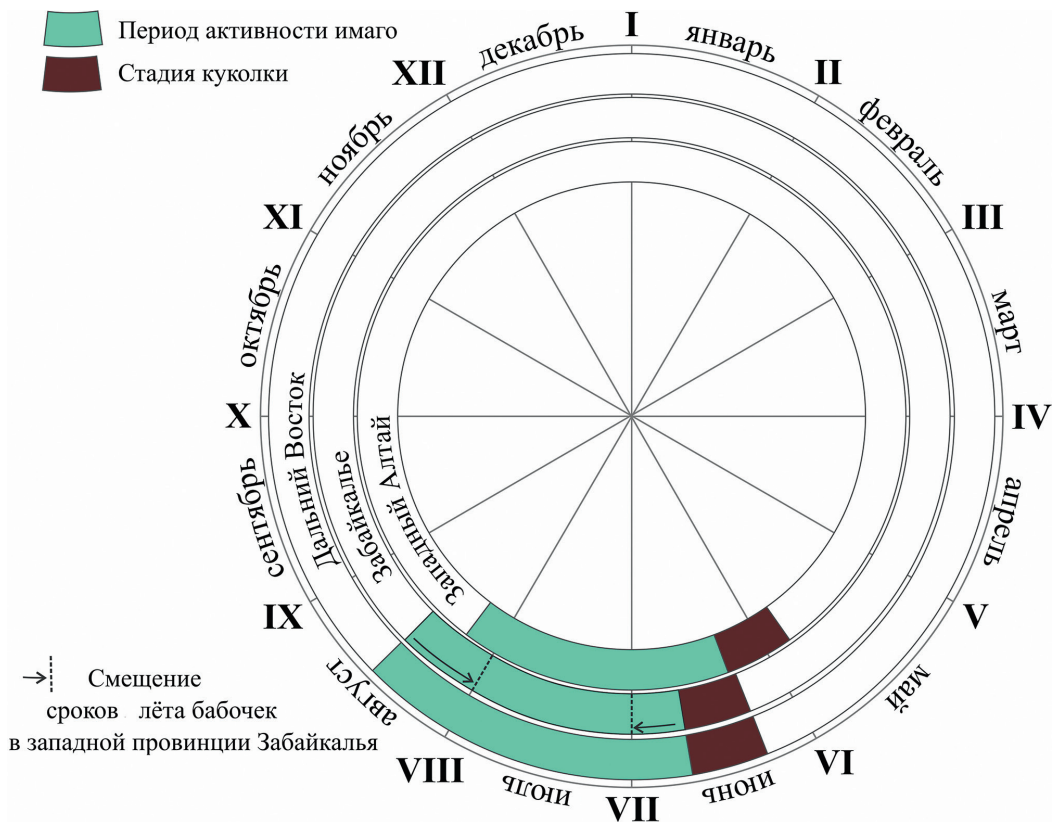


Рис. 6. Жизненный цикл развития *Limenitis sydyi* в умеренном поясе Азии.

Позднее первой декады августа бабочки ленточника таволгового в западной провинции Забайкалья не обнаружены. Его приуроченность в Забайкалье совпадает с участками, покрытыми тайгой байкало-джугджурского типа с лиственничниками оптимального развития [Михеев, Ряшин, 1977], где суммы температур воздуха за период с температурой выше +10 °С достигают 1400–1800 °С и умеренно (или избыточно) влажная вторая половина лета [Картушин, 1968].

Места находок ленточника таволгового (рис. 8) указывают на его прохождение в глубь Забайкалья по склонам хребтов, ориентированных на северо-восток или восток-северо-восток [Флоренсов, Олюнин, 1965, с. 26]. Долины крупных рек, лежащие в низких широких котловинах (реки Онон, Ага, центральная часть долины Нерчи, Селенга с большей частью её крупных притоков), для обитания и расселения этого вида непригодны в силу чрезмерной сухости и от-

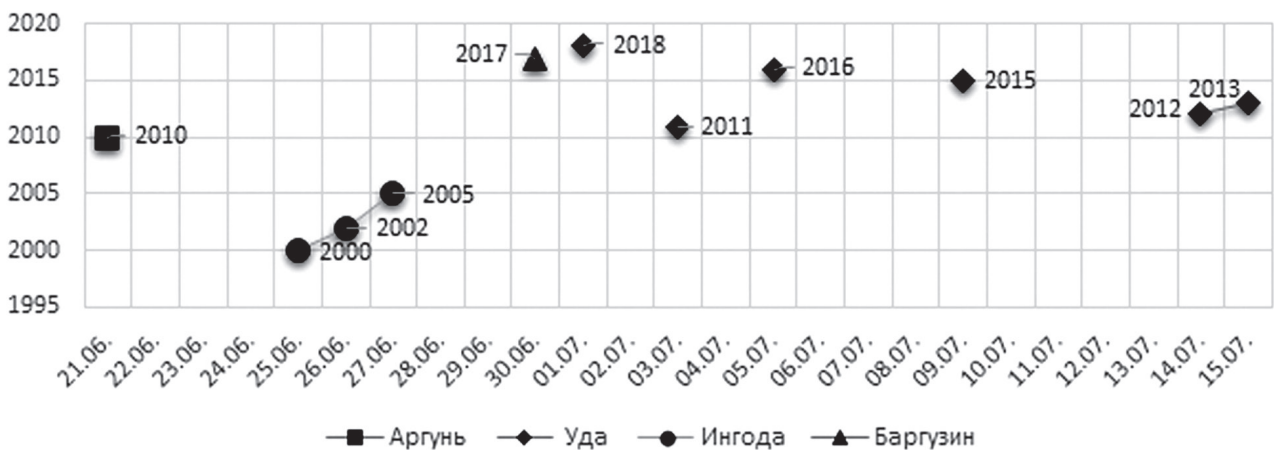


Рис. 7. Сроки вылета *Apatura ilia* в Забайкалье.

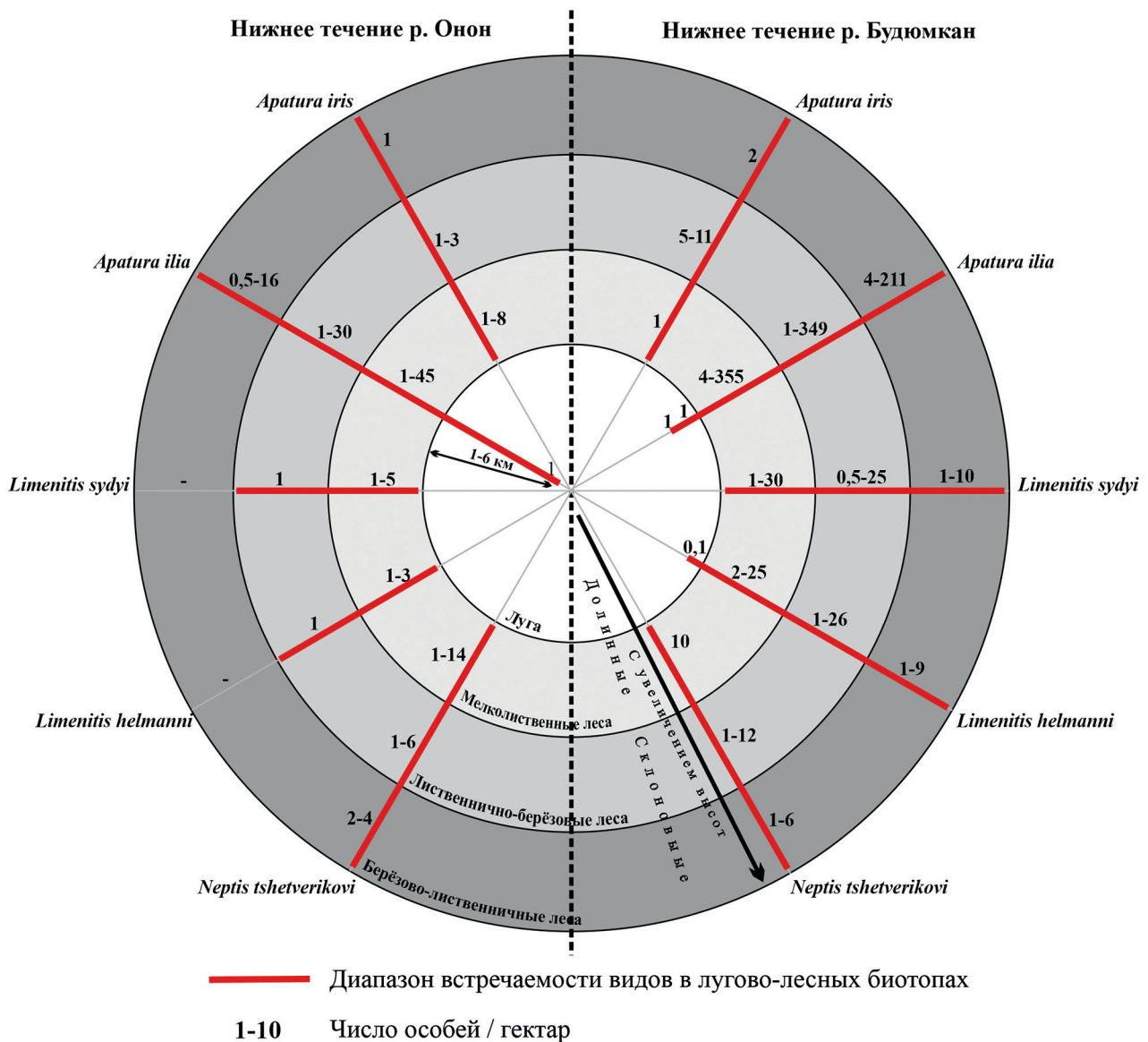


Рис. 9. Биотопическая приуроченность лесных неморальных видов в Забайкалье.

селяет леса с лиственницей ($Laryx_{20}=0.499$) и берёзой ($Betula_{30}=0.350$). Для благополучной зимовки *L. sydyi* в Забайкалье необходим уровень снегового покрова не менее 10 см ($Sn_{10-20sm}=0.225$), как и для других неморальных видов [Гордеев, Гордеева, 2019]. Группа факторов II, связанных с теплообеспеченностью, включает также особенности орографии местности ($or_sklon=-0.394$) и наличие широких лесных дорог ($Dor5f=-0.182$) ($Dor7f=-0.241$).

Таким образом, предпочтения *L. sydyi* и рассмотренных ранее неморальных видов в целом совпадают. Это оптимальное сочетание показателей влаги ($См=95-100\%$) и тепла ($t_{10}=1600-1800\text{ }^{\circ}\text{C}$). Причём для *L. sydyi* значение уровня влажности воздуха наиболее

значимо в отдельные периоды его жизненного цикла, приходящиеся на май ($АН5_{0.3-0.4}=0.815$), июнь ($АН6_{0.4-0.6}=0.633$) и сентябрь ($АН9_{0.6-0.8}=0.650$).

Заключение

По срокам лёта *L. sydyi* Забайкалье занимает промежуточное положение между Алтае-Казахстанским и Дальневосточным регионами: бабочки в среднем вылетают здесь на десять дней позднее, чем на Алтае, и перестают летать на декаду-полторы раньше особей Дальнего Востока (не считая территории Приаргунья). Численность этого ленточника в западной провинции Забайкалья значительно ниже, чем в восточной. При этом западнее линии Онон – Нерча они

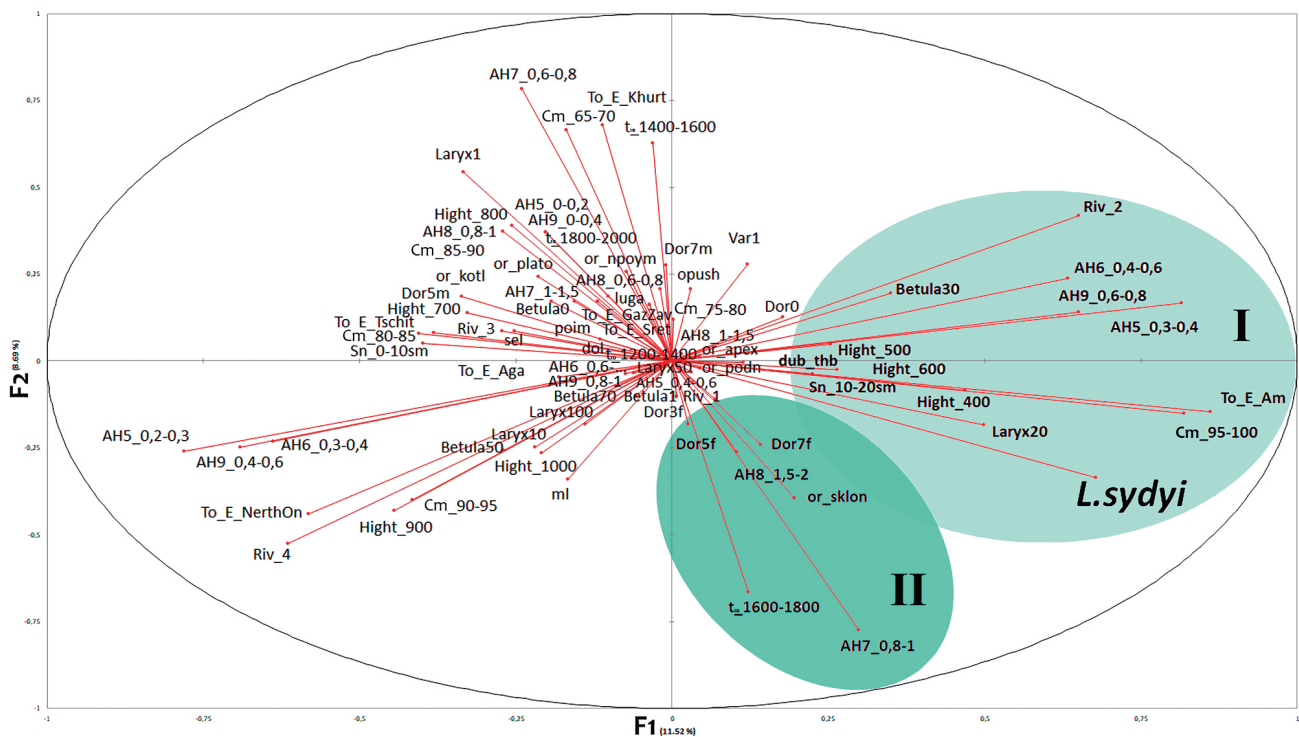


Рис. 10. Факторы, определяющие колебания численности *L. sydyi* в Забайкалье.

L. sydyi – ленточник таволговый; Плотность лиственницы: Larix1 – незначительное присутствие, Larix10 – 10%, Larix20 – 20%, Larix50 – 50%, Larix70 – 70%, Larix100 – 100%; плотность берёзы: Betula0 – отсутствие, Betula1 – незначительное присутствие, Betula30 – 30%, Betula50 – 50%, Betula70 – 70%, Betula90 – 90%; ширина дорог: Dor0 – отсутствие дорог, Dor3f – узкие лесные; Dor5f – неширокие лесные, Dor7f – широкие лесные, Dor5m – неширокие луговые, Dor7m – широкие луговые, Dorm – луговые; биотопы: sel – селитбные, poim – пойменные, dol – долинные, luga – луга, orush – опушки, dub_thb – дубово-чёрноберёзовые леса, ml – мелколиственные леса; орография: or_kotl – котловины, or_rodn – подножия склонов, or_proum – надпойменные террасы, or_plato – плато, or_sklon – склоны, or_apex – вершины; ориентальность восточнее: To_E_Am – Амура, To_E_GazZav – Газ.Завода, To_E_Sret – Сретенска, To_E_NerthOn – Нерчинска и Онона, To_E_Aga – Аги, To_E_Tschit – Читы, To_E_Khurt – Хуртэя; высота над уровнем моря: Hight_400–400 м, Hight_500–500 м, Hight_600–600 м, Hight_700–700 м, Hight_800–800 м, Hight_900–900 м, Hight_1000–1000 м; сумма активных температур: $t_{10-1200-1400}$, $t_{10-1400-1600}$, $t_{10-1600-1800}$, $t_{10-1800-2000}$; показатели помесячного атмосферного увлажнения в тёплый период (с мая по сентябрь): AH5_0–0,2, AH5_0,2–0,3, AH5_0,3–0,4, AH5_0,4–0,6, AH6_0,3–0,4, AH6_0,4–0,6, AH6_0,6–0,8, AH7_0,6–0,8, AH7_0,8–1, AH7_1–1,5, AH8_0,6–0,8, AH8_0,8–1, AH8_1–1,5, AH8_1,5–2, AH9_0–0,4, AH9_0,4–0,6, AH9_0,6–0,8, AH9_0,8–1,0; высота снегового покрова: Sn_0–10sm, Sn_10–20sm; коэффициент увлажнения: Cm_65–70, Cm_70–75, Cm_75–80, Cm_80–85, Cm_85–90, Cm_90–95, Cm_95–100; разрядность рек: Riv_1, Riv_2, Riv_3, Riv_4.

встречаются в более возвышенных местах. Оптимальные для *L. sydyi* высоты – 400–600 м над ур. моря. При этом как широкие, так и узкие долины рек для него пригодны мало. Более всего ему подходят леса долин рек второго порядка, с умеренным участием лиственницы оптимального развития. Открытых биотопов он избегает. При благоприятных условиях вид способен к миграциям. Наличие кормовых растений гусениц не является сдерживающим фактором его распространения. Дополнительными источниками питания имаго *L. sydyi* в регионе чаще всего являются минералы, а не нектар растений. Из абиотических факторов для ленточника

таволгового наиболее важны тепло и влажность, особенно – в поздневесенне-раннелетний и раннеосенний периоды, в холодное время – толщина снегового покрова.

Финансирование работы

Исследования проведены при поддержке фонда РФФИ 2008–2010 гг. (№ 08-04-98023-р_сибирь_a) и проекта FWSM-2021-001 (№ госрегистрации 121030900138-8).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Бондаревич Е.А., Чернова О.Д., Борискин И.А. Анализ флористического состава лесостепных сообществ нижнего течения реки Будюмкан (Восточное Забайкалье) // Учёные записки Забайкальского государственного педагогического университета. Серия «Биологические науки». Чита, 2013. № 1 (48). С. 7–14.
- Гордеев С.Ю. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea) Верхнеамурского среднегорья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09. Новосибирск, 2006. 24 с.
- Гордеев С.Ю. Распределение дневных бабочек (Lepidoptera, Diurna) в Верхнеамурском Среднегорье // Учёные записки Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета им. Н.Г. Чернышевского. Чита, 2011. № 1. С. 56–61.
- Гордеев С.Ю. Находки неморальных видов нимфалид (Lepidoptera, Diurna) в юго-западной части Забайкальского края // Евразийский энтомологический журнал. 2016. № 15 (6). С. 563–565.
- Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В. О причинах появления отдельных представителей неморальных видов бабочек (Lepidoptera, Diurna) на территории Бурятии // Региональные проблемы экологии и охраны животного мира: Материалы Всероссийской научной конференции. Улан-Удэ, 2019. С. 31–35.
- Гордеев С.Ю., Гордеева Т.В., Рудых С.Г. К фауне ночных чешуекрылых (Lepidoptera, Macroleptoptera) Восточного Забайкалья // Евразийский энтомологический журнал. 2011. Т. 10, вып. 2. С. 261–269.
- Дубатолов В.В., Василенко С.В., Стрельцов А.Н. Новые находки неморальных видов насекомых из отрядов Diptera, Neuroptera, Mecoptera, Lepidoptera в Приаргунье (Читинская область) и их возможное зоогеографическое значение // Евразийский энтомологический журнал. 2003. Т. 2, вып. 3. С. 167–180.
- Дубатолов В.В., Гордеев С.Ю. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea) Приаргунья. Сообщение 2. Весенний аспект // Животный мир Дальнего Востока. Благовещенск, 2002. Вып. 4. С. 123–136.
- Дубатолов В.В., Дудко Р.Ю., Мордкович В.Г., Корсун О.В., Чернышев С.Э., Логунов Д.В. Биоразнообразие Сохондинского заповедника. Членистоногие. Новосибирск; Чита: СЦДТ, 2004. 416 с.
- Дубатолов В.В., Костерин О.Э. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea) Приаргунья // Насекомые Даурии и сопредельных территорий. Новосибирск, 1999. Вып. 2. С. 195–221.
- Дубатолов В.В., Лухтанов В.А., Стрельцов А.Н. Семейство Lysaeidae; Семейство Satyridae // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. 2-е изд. / Ред. С.Ю. Синёв. СПб., 2019а. С. 204–214; 223–232.
- Дубатолов В.В., Львовский А.Л., Стрельцов А.Н. Семейство Hesperioidea; Семейство Papilionidae; Семейство Pieridae; Семейство Nymphalidae // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. 2-е изд. / Ред. С.Ю. Синёв. СПб., 2019б. С. 196–204, 214–223.
- Дубатолов В.В., Мутин В.А., Новомодный Е.В., Долгих А.М. Пределы распространения дневных чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) суббореального и южных представителей температурного комплекса в Нижнем Приамурье // Амурский зоологический журнал. 2010. Т. 2, № 3. С. 253–275.
- Дубатолов В.В., Стрельцов А.Н., Сергеев М.Г., Костерин О.Э. Семейство Nymphalidae – Многоцветницы, или Нимфалиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Lepidoptera. Владивосток: Дальнаука, 2005. Т. 5. Ч. 5. С. 286–338.
- Дубатолов В.В., Стрельцов А.Н., Синёв С.Ю., Аникин В.В., Барбарич А.А., Барма А.Ю. Чешуекрылые Зейского заповедника. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2014. 304 с.
- Дулупова Б.И. Степи горной лесостепи Даурии. Иркутск: ИГПИ, 1985. 86 с.
- Дылис Н.В., Решиков М.А. Малышев Л.И. Растительность // Предбайкалье и Забайкалье. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1965. С. 225–282.
- Картушин В.М. Атмосферное увлажнение: май, июнь, июль, август, сентябрь; снежный покров; суммы активных температур выше +10 °С; Агроклиматическое районирование; Континентальность климата и распространение многолетней мерзлоты // Агроклиматические карты Иркутской, Читинской областей и Бурятской АССР. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР; Иркутск, 1968.
- Константинов М.В., Кулаков В.С., Руденко Ю.Т., Юргенсон Г.А. Малая энциклопедия Забайкалья: Природное наследие / Гл. ред. Р.Ф. Гениатулин. Новосибирск: Наука, 2009. С. 186–189.
- Корб С.К., Большаков Л.В. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilioniformes) бывшего СССР. 2-е изд., перераб. и дополн. // Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах. Отдельный вып. 2. Тула: Гриф и К, 2011. 124 с.
- Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Урала, Сибири и Дальнего Востока: Определитель и аннотации. Новосибирск, 2000. 217 с.
- Коршунов Ю.П. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. 424 с.
- Коршунов Ю.П., Горбунов П.Ю. Дневные бабочки Азиатской части России: Справочник. Екатеринбург, 1995. 202 с.
- Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Учёные записки Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской, 1962. Т. 109. С. 3–182.
- Куренцов А.И. Фенология и зоогеография // Вопросы региональной фенологии и биогеографии. Серия «Бюллетень Восточно-Сибирской фенологической комиссии». Иркутск, 1960. № 1. С. 7–12.

- Куренцов А.И. Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР: Определитель. Л.: Наука, 1970. 163 с.
- Михеев В.С., Ряшин В.А. Ландшафты юга Восточной Сибири. Карта М 1:1 500 000; Физико-географическое районирование. Карта М 1:8 000 000 / Под общ. ред. В.Б. Сочавы. М.: ГУГК, 1977.
- Мухина Л.И., Преображенский В.С., Томилов Г.М., Фадеева Н.В. Природное районирование // Предбайкалье и Забайкалье. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1965. С. 323–378.
- Новомодный Е.В., Путешествие Л. Грезера (1881–1885 гг.) и его значение для исследования чешуекрылых (Lepidoptera, Insecta) Дальнего Востока // Чтения памяти А.И. Куренцова. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 13. С. 5–30.
- Сергеев М.Г. Особенности населения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) горно-лесостепных ландшафтов Верхнего и Среднего Приамурья // Известия СО РАН СССР. Серия биологических наук. Новосибирск, 1988. С. 12–17.
- Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
- Сочивко А.В., Каабак Л.В. Определитель бабочек России. Дневные бабочки. М.: Мир энциклопедий Аванта+, Астрель, 2012. 320 с.
- Стрельцов А.Н. Надсемейство Papilionoidea // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Lepidoptera – Чешуекрылые. Владивосток, 2016. Т. 2. С. 224–265.
- Флора Сибири. Rosaceae / Сост. С.Н. Выдрина, В.И. Курбатский, А.В. Положий, Л.З. Лукманова; под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой, К.С. Байковой. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. 200 с.
- Флора Сибири. Solanaceae - Lobeliaceae / Сост. А.В. Положий, С.Н. Выдрина, В.И. Курбатский. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1996. 208 с.
- Флоренсов Н.А., Олюнин В.Н. Рельеф и геологическое строение // Предбайкалье и Забайкалье. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1965. С. 23–81.
- Чиколовец В.В. К изучению видового состава булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Восточного Забайкалья // Чешуекрылые Забайкалья: Труды заповедника «Даурский». Киев: Ин-т зоологии НАН Украины, 1994. Вып. 2. С. 73–78.
- Яковлев Р.В., Найдёнов А.Е. Новые находки редких чешуекрылых (Lepidoptera) на западе Алтайского края (Россия) // Амурский зоологический журнал. 2014. Т. 6. № 3. С. 297.
- Dubatolov V.V., Kosterin O.E. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their range dis-junctions // Entomologica Fennica. 2000. 13 November. P. 141–166.
- Gorbunov P.Y. The butterflies of Russia: classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). Thesis, Ekaterinburg, 2001. P. 1–320. Pl. 1–41. Col. Pl. 1–13.
- Gorbunov P.Y., Kosterin O.E. The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature. Moscow: Rodina, Fodio and Aidis Production House, 2007. Vol. 2. 392 p.
- Gordeev S.Y., Gordeeva T.V. The Causes of Penetration of *Apatura* Fabricius, 1807 species (Lepidoptera, Nymphalidae) into Western Transbaikalia // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. T. 11, no. 1. P. 1–8.
- Graeser L. Beitrage zur Kenntniss der Lepidopteren Fauna des Amurgebietes // Deutsch. Ent. Zeitschr., Iris, 1888. Bd. 32. S. 33–153.
- Korb S.K. A catalogue of butterflies of the ex-USSR, with remarks on systematic and nomenclature. Nizhny Novgorod, 2005. 156 p.
- Korb S.K., Bolshakov L.V. A systematic catalogue of butterflies of the former Soviet Union (Armenia, Azerbaijan, Belarus, Estonia, Georgia, Kyrgyzstan, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Moldova, Russia, Tajikistan, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan) with special account to their type specimens (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). Zootaxa, 2016. Vol. 4160. P. 1–324. DOI.: org/10.11646/zootaxa.4160.1.1.
- Murzin V.S. Family Nymphalidae: *Limenitis*, *Neptis*, *Aglais* // Guide to the Butterflies of Russia and Adjacent Territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Pensoft, Sofia; Moscow, 2000. Vol. 2. P. 2–24.
- Staudinger O. Die Macrolepidopteren des Amurgebiets. I. Theil. Rhopalocera, Sphinges, Bombyces, Noctuae // Mémoires sur les Lépidoptères. Rédigés par N.M. Romanoff. Tome 6. St.-Pétersbourg: Imprimerie de M.M. Stassulévitsch, 1892. P. 83–658.
- Tshikolovets V.V., Bidzilya O.V., Golovoskin M.I. The Butterflies of Transbaical Siberia. Kiev; Brno: Tshikolovets, 2002. 320 p.
- Tshikolovets V.V., Yakovlev R.V., Kosterin O.E. The Butterflies of Altai, Sayans and Tuva (South Siberia). Kiev: Tshikolovets, 2009. 374 p.
- Yakovlev R.V., Kostyunin A.E. Range expansion of *Apatura iris* (Linnaeus, 1758) in Siberia (Lepidoptera: Nymphalidae). Shilap: Revista de Lepidopterologia, 2015. Vol. 43. No. 170. P. 305–308.

ON THE REASONS OF *LIMENITIS SYDYI* (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) EXPANSION IN TRANSBAIKALIA

© 2023 Gordeev S.Yu.^{a,*}, Gordeeva T.V.^{a,**}, Korsun O.V.^{b,***}

^a Institute of General and Experimental Biology of SB RAS, Ulan-Ude, 670047, Russia;
^b Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology of SB RAS, Chita, 672014, Russia;
e-mail: *gordeevs07@mail.ru; **tagor71@mail.ru; ***olegkorsun@mail.ru

Long-term field observations in the Transbaikalia area (Siberia, Russia) in 1990–2020 have revealed a longitudinal shift of the nemoral butterfly species *Limenitis sydyi* (Lepidoptera, Nymphalidae) range in Siberia (120°E to 110°E). This species was not registered to the west of the Chita – Kyra longitudinal line (112°E) before the 2000s. Later on, it was found to occur as a common species in the environs of the city of Chita. In the Buryatia Republic (110°E), it was recorded for the first time in 2012. This species prefers light forests dominated by larch (*Larix* sp.) and birch (*Betula pendula* Roth) that commonly occur in the 2nd order tributary valleys at elevations of 400–600 m. In contrast, broader and narrower valleys are less suitable for this nemoral species. Our climate-based statistical modeling indicates that the range of *L. sydyi* is largely limited by an air humidity level during the period of May – June and September, as well as a snow cover thickness of not less than 10–20 cm.

Key words: Southeastern Siberia, butterflies, range shift, climate change, long-term occurrence data, statistical modeling.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ АЗИАТСКОМ МОЛЛЮСКЕ *CORBICULA FLUMINEA* (O.F. MÜLLER, 1774) ИЗ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ДОН

© 2023 Живоглядова Л.А.^{а, *}, Ревков Н.К.^{б, **}, небесихина Н.А.^{а, ***},
Вехов Д.А.^{а, ****}, Елфимова Н.С.^{а, *****}

^а Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, 344002, Россия

^б Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011, Россия

*e-mail: l.zhivoglyadova@mail.ru; **nrevkov@yandex.ru; ***nebesihina_n_a@azniirkh.ru_

****vekhovda@yandex.ru; *****elfimovanadya96@gmail.com

Поступила в редакцию 31.05.2023. После доработки 03.11.2023. Принята к публикации 13.11.2023

Моллюски рода *Corbicula*, впервые обнаруженные в нижнем течении р. Дон (район тёплого канала Новочеркасской ГРЭС) в 2017 г., по конхиологическим признакам были идентифицированы как *Corbicula fluminea*. Целью настоящей работы стало подтверждение на молекулярно-генетическом уровне ранее выполненной видовой диагностики и уточнение морфотипа моллюсков по морфометрическим индексам раковины: фронтальной (D/L) и сагиттальной (H/L) кривизны (=индекс округлости), выпуклости ((H+D)/L). По результатам анализа моллюски отнесены к европейской инвазивной линии гаплотипа FW5 – *C. fluminea* с морфотипом R.

Ключевые слова: чужеродный моллюск, биологическая инвазия, морфотип, гаплотип, морфометрия раковины.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-54-63

Введение

В настоящее время наиболее известными в Европе и мире представителями рода *Corbicula* Megerle von Mühlfeld, 1811 являются три неморских инвазионных вида – *C. fluminalis* (O.F. Müller, 1774), *C. leana* Prime, 1864 и *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774). В 2017 г. всего несколько живых экземпляров последнего из них были обнаружены на южном участке Европейской части России (нижнее течение Дона: отводящий канал Новочеркасской ГРЭС и прилегающий участок основного русла) [Живоглядова, Ревков, 2018]. Появление азиатского моллюска в бассейне Нижнего Дона вызвало обоснованные опасения в связи с уже известным на то время масштабным инвазивным эффектом данного вида на экологию и экономику многих стран [Darrigran, 2002; McMahon, 2002; Parri et al., 2012]. Вслед за Европой *C. fluminea* была отнесена к ТОП-100 наиболее опасных инвазивных видов России [Vilà et al., 2009; Орлова, Фенёва, 2018].

Несмотря на значительный интерес к вопросу о причинах успешной глобальной

экспансии *C. fluminea* и широкой географии исследований, в последнее время всё более не простым становится ответ на вопрос о критериях идентификации вида. Основная причина этого заключалась в наличии у рода *Corbicula* способности размножаться как обычным половым способом, так и формированием клонов [Lee et al., 2005; Hedtke et al., 2011; Pigneur et al., 2011, 2014]. При этом в отличие от существующего в природе большинства клональных линий, в которых потомству передаётся женский ядерный геном [Schlupp, 2005], клоны *Corbicula* размножаются путём андрогенеза. Материнский ядерный геном экструдируется, когда нередуцированный сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку, сохраняя только нередуцированный отцовский пронуклеус [Pigneur et al., 2014]. Единственным материнским генетическим признаком, который сохраняется у андрогенетических клонов *Corbicula* остаётся только митохондриальный геном яйца.

Инвазивные линии *Corbicula* являются преимущественно гермафродитными

[Komaru et al., 2012]. В итоге успех расселения вида и создания новой популяции может быть обеспечен всего одной особью. При этом, из-за наличия клональных форм неизвестного филогенетического происхождения и неясных родственных связей внутри рода, точная идентификация видов в роде *Corbicula* осложняется [Lee et al., 2005; Pigneur et al., 2014]. Затрудняет определение по митохондриальным маркерам также способность андрогенетических линий *Corbicula* захватывать яйца других клонов [Lee et al., 2005; Hedtke et al., 2011; Pigneur et al., 2014] и возможность гибридизации клонов с особями, обладающими ядерными рибосомальными последовательностями от разных морфотипов [Lee et al., 2005; Pigneur et al., 2014]. Отмеченное выше привело к неопределённости в отношении инвазии в Новый Свет представителей рода *Corbicula* как по количеству отдельных генетических линий, так и их таксономической принадлежности. Вариативность инвазии оценивается от одного вида – *Corbicula fluminea* [Britton, Morton, 1986] – до нескольких, идентифицируемых как *C. fluminea*, *C. fluminalis* [Hillis, Patton, 1982] и *C. leana* [Siripattrawan et al., 2000].

К настоящему времени видовая таксономия рода *Corbicula* до конца не разработана, и считается, что род представляет собой полиморфный комплекс видов [Sheehan et al., 2019]. В инвазивных ареалах обнаружено несколько исключительно андрогенетических инвазивных линий *Corbicula*, представленных, по-видимому, только четырьмя уникальными митохондриальными COI гаплотипами: FW5 (соотносят с формами A/R), FW17 (формы C/S), FW1 (форма B) и FW4 (форма Rlc) [Etoundi et al., 2019].

В основу подразделения на формы был положен ряд конхиологических признаков, обозначаемых терминами: в европейской системе – «седловидная» (Saddle, S), «округлая» (Round, R), «светлоокрашенная округлая форма» (Round, Light coloured, Rlc) и промежуточная (между R и S) форма Int, в американской – формы A/B/C/D [Mouthon, 2000; Pfenninger et al., 2002; Sheehan et al., 2019]. Форма R (A в Америке) встречается во всём мире, Rlc известна из Европы, форма

S (C в Америке) – как в европейских водных системах, так и в Южной Америке, форма B – исключительно в Северной Америке, в основном на западе США [Haponski, Foighil, 2019]. Более поздние исследования указывают, что три инвазивные линии Нового Света могут быть связаны с определёнными номинальными таксонами: с *C. fluminea* (форма A), *C. leana* (форма B) и *C. fluminalis* (форма C) [Vespalaya et al., 2020]. Четвёртая американская форма D может являться гибридом между формами A/R и B [Etoundi et al., 2019].

При идентификации представителей рода *Corbicula* (как традиционной бинарной, так и по морфотипам) пользуются морфологическими и морфометрическими признаками раковин моллюсков. К морфологическим признакам отнесены четыре основных: 1) скульптура створок: размер и расстояние между концентрическими рёбрами, 2) форма края створок – усечённая или округлая (subtruncate or rounded), 3) протяжённость и положение макушки раковины (umbo position) и 4) степень возвышения макушки (umbo elevation) [Morhun et al., 2022]. Ранее считавшийся одним из диагностических признаков, цвет внутренней поверхности створок, по мнению [Morhun et al., 2022], не может служить определяющим для *C. fluminea*: в нативном ареале, наряду с широко распространённой светло-молочной окраской (milky-light coloration), присутствуют и фиолетовые формы.

При наличии в Европе трёх основных морфотипов *Corbicula* (S, R и Rlc) и трёх основных инвазивных видов (*C. fluminea*, *C. fluminalis* и *C. leana*) в настоящее время отсутствует единое понимание соответствия морфотип – название вида [Сон, 2007; Bódis et al., 2011; Pigneur et al., 2011]. В водоёмах Европы морфотипы R, S и R, Rlc могут иметь симпатрические ареалы [Pigneur et al., 2011].

Наиболее простой вариант указанной идентификации некоторое время сохранялся для морфотипа S («седловидная» форма). Первоначально S форма, идентифицированная как *C. fluviatilis* (O.F. Müller, 1774) [Kinzelbach, 1991], позднее стала рассматриваться как *C. fluminalis* [Alf, 1992]. Однако, дальнейшие исследования показали, что часть *C. fluminalis* относится к популяции

ям, включающим как «седловидную», так и «округлую» формы [Сон, 2007; Bódis et al., 2011].

Европейскую корбикулу «округлой» (R) формы обычно соотносят с *C. fluminea*. Однако генетические исследования показали, что это может быть японская *C. leana*, тогда как к *C. fluminea* следует относить более редкую – «округлую, светлоокрашенную» (Rlc) форму [Pigneur et al., 2011]. Большинство раковин *C. fluminea* симметричны (имеют центрально расположенную макушку), что отличает их от «округлой» европейской формы (*C. leana* sensu Vespalaya et al., 2020), у которой макушка сдвинута вперёд. Морфотип R имеет хорошо выраженные концентрические гребни, круглую и широкую форму раковины и более крупные размеры. Внешняя окраска раковины тёмная, а внутренняя – белая с фиолетовыми отметинами [Marescaux et al., 2010]. Морфотип Rlc похож на R, но имеет меньший размер раковины и внешнюю светлую (light) окраску, в то время как внутренняя окраска жёлто-белая [Vespalaya et al., 2018].

Первоначальная видовая идентификация обнаруженных нами в бассейне Дона (тёплый канал, прилегающий участок Дона, р. Дон ниже устья р. Маныч) представителей

рода *Corbicula* как *C. fluminea* была основана на морфологическом и морфометрическом анализе всего нескольких живых моллюсков [Живоглядова и др., 2018; Zhivoglyadova, Revkov, 2018] с использованием известных ключей идентификации вида [Жадин, 1952; Сон, 2007; Korniushev, 2007; Hubenov et al., 2013; Kamburska et al., 2013].

Основной целью настоящей работы стало подтверждение диагностики *C. fluminea* из нижнего Дона на молекулярно-генетическом уровне и с привлечением более обширного материала по морфологии и морфометрии раковин моллюсков.

Материал и методика

Район исследования и методика отбора проб. Сбор материала выполнен в августе 2019 г. в отводящем (тёплом) канале Новочеркасской ГРЭС (рис. 1) на приустьевом участке (47.458743° с. ш., 40.435294° в. д.) и в средней части канала вблизи станицы Бессергеновская (47.392422° с. ш., 40.345632° в. д.). Канал отводит тёплую, техническую воду ГРЭС в р. Дон. Длина канала 20.5 км, ширина по дну 12 м, скорость течения 0.5 м/с. Перед впадением в р. Дон расположен водосливной порог, поддерживающий уровень воды в ка-

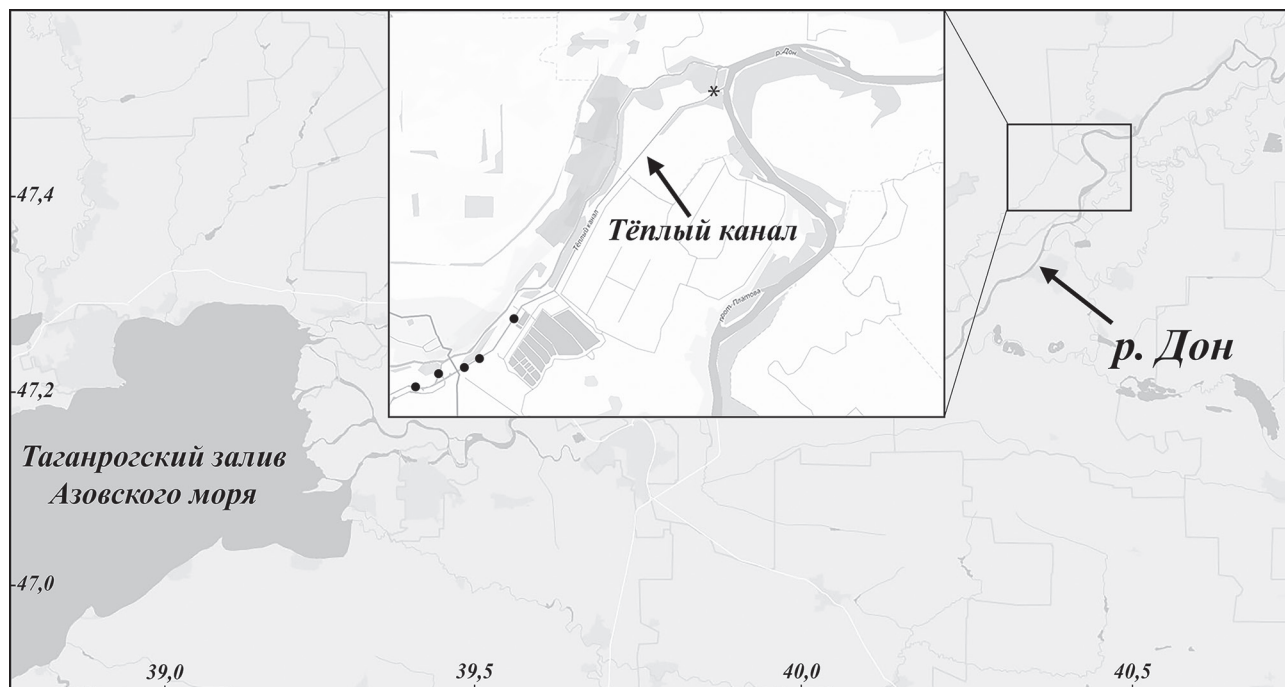


Рис. 1. Карта-схема района отбора бентосных проб в тёплом канале Новочеркасской ГРЭС в августе 2019 г., звёздочкой обозначены станции в приустьевой части (водосливной порог), где отобраны качественные пробы и материал на генетический анализ.



Рис. 2. Район отбора бентосных проб в отводящем канале Новочеркасской ГРЭС в августе 2019 г.: а) водосливной порог канала; б) участок в средней части канала вблизи станции Бессергеновская.

нале, через который происходит сброс воды в Дон [Румянцев и др., 2022]. Во время высоких половодий в р. Дон порог полностью затапливается, в меженный период возвышается над уровнем Дона до 2.5 м.

Глубины по центру канала во время исследования составляли от 2.5 до 4.5 м, в среднем 4 м. Грунт плотный, представлен заиленной глиной и заиленным песком. Береговые откосы глинистые, почти сплошь заросшие тростником и кустарником. Подводная растительность развита слабо. Температура воды в канале во время исследования составляла 26.9–31.3 °С, в р. Дон выше устья канала – 26 °С.

На приустьевом участке моллюски собраны на водосливном пороге (рис. 2а) вручную из углублений между крупными валунами. В средней части канала (рис. 2б) отбор проб производили дночерпателем Петерсена (0.036 м²) по схеме, включающей пять разрезов, расположенных на расстоянии 200–500 м друг от друга. На каждом из разрезов было отобрано по три пробы – у левого берега, в медиали и у правого берега.

Фиксацию проб проводили 75%-м раствором этанола. Материал для генетического анализа взят из качественных проб в устье канала с их последующей фиксацией в 96%-м этаноле.

Морфометрический анализ. Определение морфотипа выполнено на 33 раковинах корбикулы. Штангенциркулем (для моллюсков с длиной раковины более 10 мм) или под стереомикроскопом с окуляр микроме-

тром (для моллюсков менее 10 мм) измеряли длину (L, наибольшее расстояние между передним и задним концом раковины), высоту (H, максимальный дорсовентральный размер раковины, взятый от её макушки) и ширину раковины (D, максимальная ширина раковины при сомкнутых створках) с точностью до 0.1 мм (рис. 3). В анализе использованы морфометрические индексы раковины: H/L (сагиттальная кривизна или индекс округлости раковины), D/L (фронтальная кривизна), (H+D)/L (выпуклость). Выполнен подсчёт количества рёбер на 5 мм поверхности раковины у мелких экземпляров и на 10 мм – у крупных особей. Сырую массу моллюсков (W) определяли с точностью до 0.001 г на электронных весах Shimadzu AX-120 после удаления мантийной жидкости и предварительного кратковременного обсушивания на фильтровальной бумаге. Статистическая аппроксимация зависимостей и построение графиков выполнены в программе «Excel».

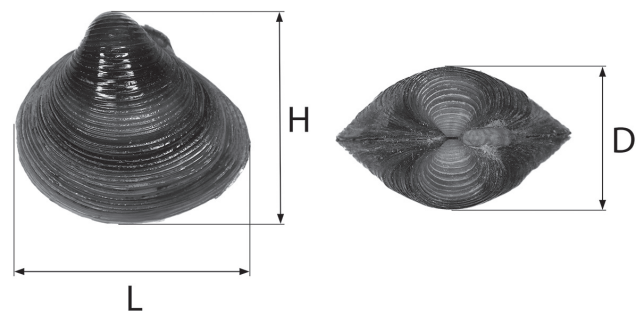


Рис. 3. Схема измерений раковины *Corbicula fluminea*. L – длина, H – высота, D – ширина раковины.

Молекулярно-генетический анализ. Генетическую ДНК выделяли из мышечной ткани ноги моллюска (1 экз.) с использованием коммерческого набора реагентов «Экстран-2» (ООО «Синтол», Россия) в соответствии с прилагаемой к набору инструкцией. Концентрацию ДНК определяли на флуориметре MaxLifeH100 (ООО «МВМ-Диагностика», Россия). При определении нуклеотидной последовательности гена COI использованы универсальные праймеры jgLCO1490: 5'–TITCIACIAAYCAAYAARGAYATTGG–3' и jgHCO2198: 5'–TAIACYTCIGGRTGICCR AARAAYCA–3' [Geller et al., 2013]. Полимеразная цепная реакция (ПЦР-реакция) проведена в общем объёме 15 мкл, которая содержала 5 мкл 2.5x реакционной смеси для проведения ПЦР-РВ (ООО «Синтол», Россия) по 10 пмоль каждого праймера и 50 нг ДНК. ПЦР проводили в термоциклере T100 Thermal Cycler (Bio-Rad, США) по схеме: предварительная денатурация ДНК: 95 °С – 2 мин, синтез ПЦР-продуктов (35 циклов), плавление – 95 °С 10 с, отжиг праймеров – 51 °С 30 с, синтез ДНК – 72 °С 60 с, окончательная достройка цепей – 72 °С 5 мин. Результат амплификации проверяли методом электрофореза в 1.8%-м агарозном геле с окрашиванием бромистым этидием. Секвенирование гена COI митохондриальной ДНК проводилось с тех же праймеров в обоих направлениях на устройстве секвенирования «Нанофор 05» (ЭЗАН, РАН, Россия) с набором BRILLIANT DYE™ Terminator Kit v.3.1 (NIMAGEN, Нидерланды).

Полученные первичные данные обрабатывали в программе Analysis (СИНТОЛ, Россия), с последующим анализом и выравниванием последовательностей в пакетах программ ChromasPro (Technelysium Pty Ltd, Australia) и Mega 5.0 [Tamura et al., 2011]. Поиск гомологичных нуклеотидных последовательностей по гену COI осуществляли с помощью программы BLAST в генетических базах данных GenBank NCBI [2023] и BOLD (Barcode of Life Database) [Ratnasingham, Hebert, 2007].

Результаты и обсуждение

Основная морфология и морфометрия раковины. Результаты визуального и морфометрического анализов суммированы в таблицах 1 и 2. Как оказалось, моллюски из нижнего Дона имеют характеристики раковины, соответствующие морфотипу R европейских представителей *Corbicula* [Marescaux et al., 2010; Bepalaya et al., 2018; Sheehan et al., 2019] (рис. 4).

Таблица 1. Основные морфологические характеристики раковин *Corbicula fluminea* из отводящего канала Новочеркасской ГРЭС (Нижний Дон)

Размер моллюсков	Число рёбер на 10 мм	Форма раковины	Макушка раковины	Цвет раковины	Морфотип
Максимальная длина – 33.7 мм	13±0.4 (10–18)	Овально-треугольная (subtruncate)	Слабо вздутая, прозогирная, у молодых особей занимает центральное положение, у старших – сдвинута к переднему краю	Внутренняя поверхность беловатая с фиолетовыми затемнениями. Периостракум блестящий, оливково-жёлтый у молодых особей и полностью коричневый или с отдельными полосами у крупных экземпляров	R

Таблица 2. Морфометрические характеристики раковин *Corbicula fluminea* из отводящего канала Новочеркасской ГРЭС (Нижний Дон)

Диапазоны измеряемых параметров раковин, мм			Средние значения коэффициентов		
L	H	D	H/L	D/L	(H+D)/L
6.2–33.7	5.5–31.5	4.0–19.9	0.938±0.012	0.640±0.010	1.578±0.018

Примечание: приведены 95%-е доверительные интервалы коэффициентов.

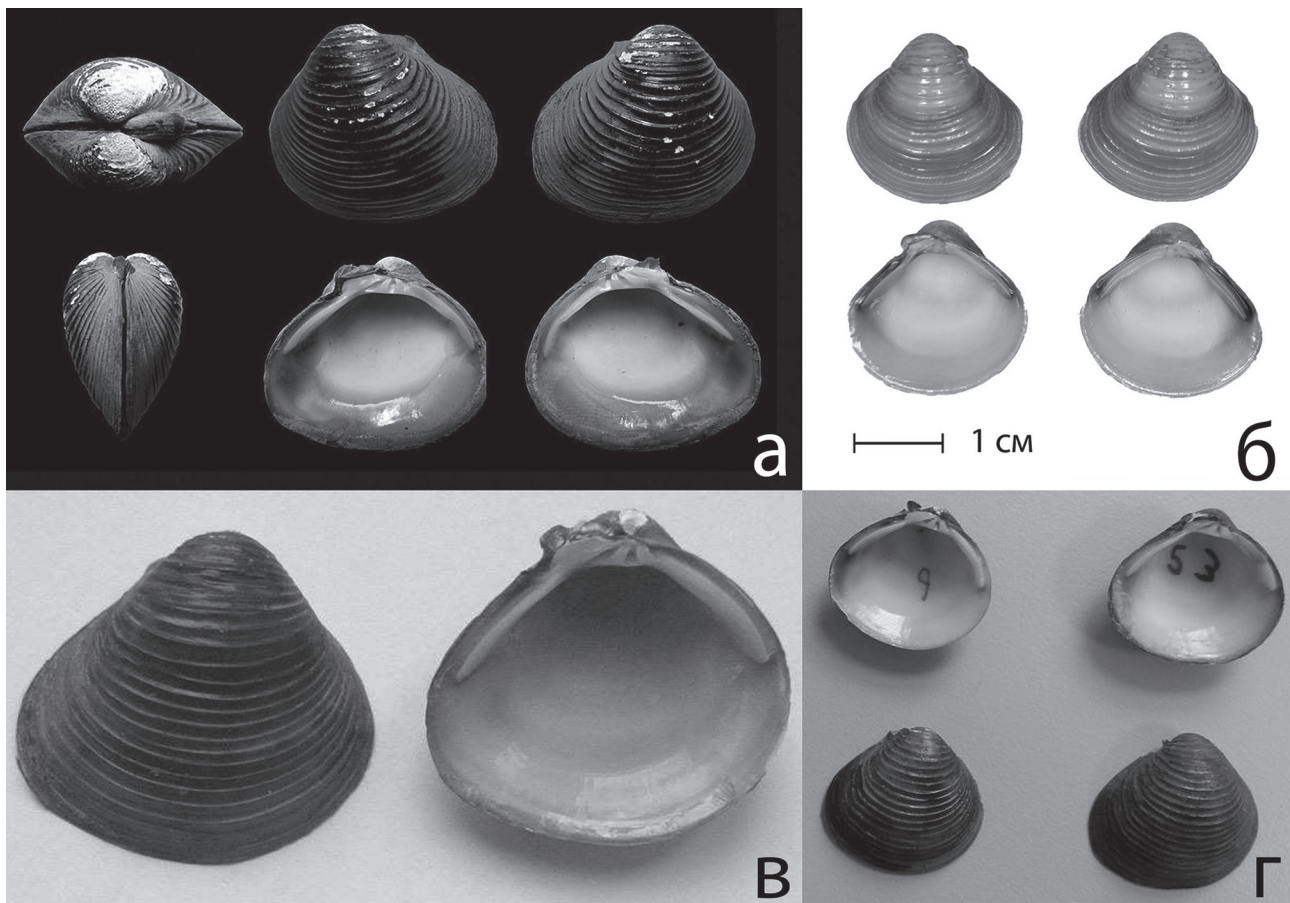


Рис. 4. Представители морфотипов *Corbicula* линии гаплотипа FW5: а) *Corbicula fluminea*, морфотип R из района Архангельска, Россия [из: Vespalaya et al., 2018]; б) *Corbicula fluminea*, морфотип R из района нижнего Дона, Россия (наши данные); в) *Corbicula* морфотип R, реки Франции [из: Marescaux et al., 2010]; г) *Corbicula* морфотип R, Ирландия [из: Sheehan et al., 2019].

При известной пластичности морфометрических показателей *C. fluminea*, зависящей от условий мест обитания [Sousa et al., 2007], приведённые в табл. 2 морфометрические характеристики раковин имеют ценность в качестве популяционных показателей развития моллюсков указанного морфотипа R в условиях нижнего Дона. По округлости раковин они соответствуют европейским (из рек Лима, Мино, Дунай) [Sousa et al., 2007; Bódis et al., 2011]), и китайским (из озера Датонг) [Wang et al., 2014] представителям *C. fluminea*.

Как ранее отмечалось, более светлый окрас поверхности раковины, как и имеющиеся при этом сравнительно небольшие размеры самой раковины – могут являться характеристиками морфотипа Rlc [Vespalaya et al., 2018], а большинство раковин *C. fluminea* отличаются от «округлой» европейской формы (*C. leana* sensu Vespalaya et al., 2020), у кото-

рой макушка сдвинута вперёд. Отмеченные нами цветовые морфы внешней поверхности раковины у молодых (оливково-жёлтый цвет) и старых (коричневый цвет) особей, как и сдвиг макушки от центрального положения (у молодых особей) к переднему концу (у старших форм) могут свидетельствовать не о чёткой их принадлежности к разным видам корбикул (*C. fluminea* или *C. leana*) или определённому морфотипу (R или Rlc), а о наличии вариативной изменчивости в онтогенезе.

Молекулярно-генетический анализ. Результаты молекулярно-генетического анализа нуклеотидной последовательности фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) указывают, что моллюски анализируемой популяции из Нижнего Дона принадлежат к инвазивной линии *C. fluminea*. Нуклеотидная последовательность фрагмента гена COI (664 пн) при покрытиях запроса (Query Cover) более 92%

имела 100% совпадение (Percent Identity) с 48 представителями рода *Corbicula* из базы данных NCBI [Genbank NCBI, 2023]. Из них 41 принадлежат *C. fluminea*; 4 – *C. leana*, 1 – *Corbicula* sp., форма A/R; 1 – *Corbicula* sp. форма R, 1 – *Corbicula* sp.

По результатам суммирования молекулярно-генетического и морфолого-морфометрического анализов, мы приходим к заключению о принадлежности выявленного нами гаплотипа моллюсков *C. fluminea* (морфа R) из нижнего Дона к азиатской инвазивной линии FW5. Географически обозначенная нами линия гаплотипа представлена в популяциях *Corbicula* Европы – KJ909515 (Португалия), MF401395 (Испания), GQ401362 (Венгрия), MF458661 (Франция), KX231272 (Италия), KX192336 (Россия, Архангельск, р. Юрас), Юго-Восточной Азии – KU318325 (Сингапур), линейка OM91xx (Япония), США – AY94324 (Штат Техас), KU905760 (Мэриленд), AF519495 (Мичиган).

Количественные характеристики и условия обитания. В отводном канале Новочеркасской ГРЭС *C. fluminea* обнаружена на двух типах субстратов: твёрдом, где моллюски (по 3–5 экз.) присутствовали только в углублениях между крупными камнями, и мягком, мелкодисперсном, представленным песчано-илистыми отложениями и глиной, здесь плотность поселений в среднем составляла 7.4 экз./м², биомасса – 94.6 г/м².

Известно, что корбикула – роющий моллюск, способный закапываться в грунт на глубину до 8 см [Araujo et al., 1993], а тип субстрата является одним из основных факторов, влияющих на распределение и обилие *Corbicula* [Karatajev et al., 2005]. В оз. Тунайча (о. Сахалин) отмечено, что в грунте моллюски занимают вертикальное положение, располагаясь таким образом, что над поверхностью остается только сифональный край, у крупных экземпляров он может покрываться нитчатой водорослью – кладофорой, использующей моллюска как субстрат и источник биогенов [Лабай и др., 2003].

В зависимости от типа грунта плотность *C. fluminea* оценивается в диапазоне [по Karatajev et al., 2005]: песок и заиленный песок – 54–1215 экз./м², камни – 0–377 экз./

м², ракушечник – 43 экз./м², ил – 3.6 экз./м². В наших наблюдениях в отводном канале Новочеркасской ГРЭС на плотном каменистом грунте выше порога (50–100 м) *C. fluminea* отсутствовала, но была отмечена между валунами в каменной наброске, формирующей порог канала. В средней части водотока на мелкодисперсном субстрате максимальные значения *C. fluminea* достигали 56 экз./м².

В отводном канале Новочеркасской ГРЭС складываются благоприятные условия для размножения *C. fluminea*. Согласно данным моделирования, в канале температура воды превышает естественный фон на 6.8–9.7 °С [Румянцев и др., 2022] и не только не опускается ниже пороговых 2 °С, но и большую часть года близка к температуре нереста моллюска – 16 °С [*Corbicula fluminea*..., 2003]. По натурным наблюдениям, в устье канала в январе 2017 г. температура воды достигала 15 °С [Живоглядова, Афанасьев, 2018]. Следовательно, можно предположить, что в тёплом канале Новочеркасской ГРЭС большую часть года *C. fluminea* будет эффективно размножаться.

Ранее в устьевой части канала был отмечен обеднённый видовой состав донной фауны в сравнении с прилегающими участками Дона [Живоглядова, Афанасьев, 2018]. В 2017 г. на этом участке канала было зарегистрировано только 7 таксонов беспозвоночных: малощетинковые черви, инвазионная полихета *Laonome xeprovala* Vick & Bastrop, 2018, ракообразные *Chelicorophium robustum* (G.O. Sars, 1895), моллюск *C. fluminea*, из насекомых – не идентифицированные личинки хирономид, ручейники (1 вид) и подёнки (1 вид). Для сравнения, в той же съёмке в основном русле р. Дон отмечено 26 таксонов, в том числе ракообразных 10, моллюсков – 9, насекомых – 3, пиявок, нематод, малощетинковых и многощетинковых червей – по одному таксону.

В средней части канала состав донной фауны ещё более бедный. В наших сборах 2019 г. в 10 км выше устья в пробах были отмечены только малощетинковые черви, хирономиды (группы до вида не идентифицированы) и ручейники *Ecnomus tenellus* (Rambur 1842). Средняя численность донной фауны составляла – 319 экз./м², биомасса – 94.8 г/м².

Безусловно, развитию в канале коренных обитателей Дона препятствуют экстремально высокие летние температуры. В августе 2019 г. температура воды в средней части канала достигала 31.3 °С. Для вселенца такие значения критическими не являются. По литературным данным, верхний температурный порог *S. fluminea* составляет 36.0–37.0 °С, для сравнения – граница толерантности аборигенного моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) составляет 31.5–33.0 °С [Karatayev et al., 2005].

Таким образом, в отводном канале Новочеркасской ГРЭС *S. fluminea* даже при сравнительно невысокой численности (средняя 7.4 экз./м², максимальная 56 экз./м²) стала доминирующим видом бентоса по биомассе. На долю этого моллюска в среднем приходится 99% биомассы донного сообщества. Максимальная биомасса *S. fluminea* в водотоке достигает 647.1 г/м².

По литературным данным известно, что корбикула является объектом питания рыб – молодь моллюска используется в пищу карпом, окунем, канальным сомиком, осетровыми и др. [Robinson, Wellborn, 1988]. Можно предположить, что вселение моллюска положительно скажется на кормовой базе рыб этого водотока.

Заключение

В 2017 г. стало известно о ещё одной водной системе в списке экосистем-реципиентов инвазивных корбикул – р. Дон. По результатам суммирования молекулярно-генетического и морфолого-морфометрического анализов, моллюски из бассейна Нижнего Дона отнесены к широко распространённой в разных частях мира инвазивной линии гаплотипа FW5 – *S. fluminea* с морфотипом R.

Отводящий канал Новочеркасской ГРЭС является тепловодным рефугиумом этой популяции *S. fluminea*. Существующее здесь уже на протяжении ряда лет поселение моллюска можно рассматривать в качестве одной из горячих точек на путях общего инвазивного процесса вида.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» по теме № 076-00007-22-00 и ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121030100028-0.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Живоглядова Л.А., Афанасьев Д.Ф. Макрозообентос р. Дон в районе впадения Тёплого канала Новочеркасской ГРЭС // Вода: химия и экология. 2018. № 7. С. 91–96.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К. Инвазия двустворчатого моллюска *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (BIVALVIA: CYRENIDAE) в бассейн нижнего Дона // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. № 1. С. 44–50.
- Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Ковалёв Е.А. Расширение ареала двустворчатого моллюска *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) в бассейне нижнего Дона // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3. № 1. С. 73–75.
- Лабай В.С., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. Корбикула *Corbicula japonica* (Bivalvia) озера Тунайча: условия обитания, некоторые аспекты морфологии и биологии вида // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2003. № 2. С. 143–152.
- Орлова М.И., Фенёва И.Ю. *Corbicula fluminea* – Восточная корбикула // В кн.: Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 275–286.
- Румянцев А.Б., Борисова Н.М., Беликов В.В. Оценка опасности влияния тепловых сбросов Новочеркасской ГРЭС на гидроэкологический режим Нижнего Дона с учётом проектируемого Багаевского водохранилища // Водные ресурсы. 2022. Т. 49. № 3. С. 305–315.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Alf A. Ein bemerkenswerter Fundort von *Corbicula fluminalis* Müller, 1774 im Rhein mit Anmerkungen zur Ökologie und zu weiteren Vorkommen der Art in Baden-Württemberg // Lauterbornia. 1992. Vol. 9. P. 65–72.
- Araujo R., Moreno D., Ramos M.A. The asiatic clam *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) Bivalvia: Corbiculidae in Europe // American Malacological Bulletin. 1993. No. 10. P. 39–49.
- Bespalaya Y.V., Aksenova O.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Kropotin A.V., Kononov O.D. & Bolotov I.N. Who inhabits the world's deepest crater lake? A taxonomic review of *Corbicula* (Bivalvia: Cyrenidae) clams from

- Lake Toba, North Sumatra, Indonesia // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2020. Vol. 59. No. 2. P. 400–410.
- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V., Kondakov A.V., Gofarov M.Y., Laenko E., Sokolova S.E., Shevchenko A.R., Travina O.V. Aliens are moving to the Arctic frontiers: An integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. P. 2227–2243.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B., Fehér Z. A comparative study of two *Corbicula* morphs (Bivalvia, Corbiculidae) inhabiting River Danube // *International Review of Hydrobiology*. 2011. Vol. 96. No. 3. P. 257–273.
- Britton J.C., Morton B. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from North America // *Malacological Review*. 1986. Vol. 19. P. 1–43.
- Corbicula fluminea* (Asian clam) review for the Invasive Species Compendium. (Электронный документ) // Global distribution, invasive behavior, impacts and management of the invaded areas // (<https://www.cabi-digitalibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.88200>). Проверено 28.03.2023.
- Darrigran G. Potential Impact of Filter-feeding Invaders on Temperate Inland Freshwater Environments // *Biological Invasions*. 2002. Vol. 4. P. 145–156.
- Etoundi E., Marescaux J., Vastrade M., Debortoli N., Hedtke S.M., Pigneur L.M., Virgo J., Flot J. F., Van Doninck K. Distinct biogeographic origins of androgenetic *Corbicula* lineages followed by genetic captures (Электронный документ) // The preprint server for biology bioRxiv. 2019 // (https://www.researchgate.net/profile/Shannon-Hedtke-2/publication/332063662_Distinct_biogeographic_origins_of_androgenetic_Corbicula_lineages_followed_by_genetic_captures/links/5f55e2ab92851c250b996ea8/Distinct-biogeographic-origins-of-androgenetic-Corbicula-lineages-followed-by-genetic-captures.pdf). Проверено 12.04.2023.
- Geller J., Meyer C., Parker M., Hawk H. Redesign of PCR primers for mitochondrial cytochrome oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys // *Molecular Ecology Resources*. 2013. Vol. 13. No. 5. P. 851–861.
- Genbank NCBI (Электронный ресурс) // (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Проверено 15.05.2023 г.
- Haponski A.E., Foighil D.Ó. Phylogenomic analyses confirm a novel invasive North American *Corbicula* (Bivalvia: Cyrenidae) lineage (Электронный документ) // *PeerJ*. 2019. 7. e7484 // (<https://peerj.com/articles/7484>). Проверено 12.04.2023.
- Hedtke S.M., Glaubrecht M., Hillis D.M. Rare gene capture in predominantly androgenetic species // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108. No. 23. P. 9520–9524.
- Hillis D.M., Patton J.C. Morphological and electrophoretic evidence for two species of *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in North America // *The American Midland Naturalist* 1982. Vol. 108. P. 74–80.
- Hubenov Z., Trichkova T., Kenderov L., Kozuharov D. Distribution of *Corbicula fluminea* (Mollusca: Corbiculidae) over an eleven-year period of its invasion in Bulgaria // *Acta Zoologica Bulgarica*. 2013. Vol. 65. No. 3. P. 315–326.
- Ilarri M.I., Freitas F., Costa-Dias S., Antunes C., Guilhermino L., Sousa R. Associated macrozoobenthos with the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* // *Journal of Sea Research*. 2012. Vol. 72. P. 113–120.
- Kamburska L., Lauceri R., Beltrami M., Boggero A., Cardecia A., Guarneri I., Manca M., Riccardi N. Establishment of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) in Lake Maggiore: a spatial approach to trace the invasion dynamics // *BioInvasions Records*. 2013. Vol. 2. No. 2. P. 105–117.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting-distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // *The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems* / Eds. R.F. Dame, S. Olenin. Dordrecht. The Netherlands: Springer, 2005. P. 239–262.
- Kinzelbach R. Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae) // *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*. 1991. Vol. 29. P. 215–228.
- Komaru A., Houki S., Yamada M., Miyake T., Obata M., Kawamura K. 28S rDNA haplotypes of males are distinct from those of androgenetic hermaphrodites in the clam *Corbicula leana* // *Development Genes and Evolution*. 2012. Vol. 222. P. 181–187.
- Korniushin A.V. Non-unionid freshwater bivalves (Sphaeriidae, Corbiculidae, Dreissenidae) of North American fauna // *Vestnik zoologii*. 2007. Vol. 41. No. 1. P. 13–22.
- Lee T., Siripattawan S., Ituarte C., Ó Foighil D. Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World // *American Malacological Bulletin*. 2005. Vol. 20. P. 113–122.
- Marescaux J., Pigneur L.M., Van Doninck K. New records of *Corbicula* clams in French rivers // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. P. 35–39.
- McMahon R.F. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: R selection versus resistance // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2002. Vol. 59. P. 1235–1244.
- Morhun H., Vinarski M.V., Labecka A.M., van der Velde G., Son M.O. Differentiation of European invasive clams of the genus *Corbicula* (Cyrenidae) using shell shape analysis (Электронный журнал) // *Journal of Molluscan Studies*. 2022. Vol. 88: eyab045 // (<https://doi.org/10.1093/mollus/eyab045>). Проверено 13.04.2023.
- Mouthon J. Répartition du genre *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (Bivalvia: Corbiculidae) en France à l'aube du XXI siècle // *Hydroécologie Appliquée*. 2000. Vol. 12. P. 135–146.
- Pfenninger M., Reinhardt F., Streit B. Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroida, Bivalvia) // *Journal of Evolutionary Biology*. 2002. Vol. 15. No. 5. P. 818–829.
- Pigneur L.M., Etoundi E., Aldridge D.C., Marescaux J., Yasuda N., Van Doninck K. Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androge-

- netic *Corbicula* clams // Molecular ecology. 2014. Vol. 23. P. 5102–5116.
- Pigneur L.M., Marescaux J., Roland K., Etoundi E., Descy J.P., Van Doninck K. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe // Evolutionary Biology. 2011. Vol. 11. P. 147.
- Ratnasingham S., Hebert P. BOLD: The Barcode of Life Data System // Molecular Ecology Notes. 2007. Vol. 7. No. 3. P. 355–364.
- Robinson J.V., Wellborn G.A. Ecological resistance to the invasion of a freshwater clam, *Corbicula fluminea*: fish predation effects // Oecologia. 1988. Vol. 77. No. 4. P. 445–452.
- Schlupp I. The evolutionary ecology of gynogenesis // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2005. Vol. 36. P. 399–417.
- Sheehan R., Etoundi E., Minchin D., Van Doninck K., Lucy F. Identification of the invasive form of *Corbicula* clams in Ireland // Water (Switzerland). 2019. Vol. 11. No. 8. P. 1652.
- Siripattawan S., Park J.K., Foighil D.Ó. Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America // Journal of Molluscan Studies. 2000. Vol. 66. No. 3. P. 423–429.
- Sousa R., Freire R., Rufino M., Méndez J., Gaspar M., Antunes C., Guilhermino L. Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2007. Vol. 74. P. 166–174.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. 2011. Vol. 28. No. 10. P. 2731–2739.
- Vilà M., Basnou C., Gollasch S., Josefsson M., Pergl J., Scalera R. One Hundred of the Most Invasive Alien Species in Europe // In: Handbook of Alien Species in Europe. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, Springer, Dordrecht, 2009. Vol. 3. P. 265–268.
- Wang G.-P., Zhang T., Zhang J., Li D.-L. and Xiao T.-Y. Morphological and molecular differentiation of genus *Corbicula* suggests that two species are sympatrically distributed in Datong Lake in the Central Yangtze River Basin // Zoological Studies. 2014. 53:64.
- Zhivoglyadova L.A., Revkov N.K. First records of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia) from the lower Don // Ecologica Montenegrina. 2018. Vol. 17. P. 46–52.

NEW DATA ON THE ASIAN CLAM *CORBICULA FLUMINEA* (O.F. MÜLLER, 1774) FROM THE DOWNSTREAM OF THE DON RIVER

© 2023 Zhivoglyadova L.A.^{a,*}, Revkov N.K.^{b,**}, Nebesikhina N.A.^{a,***},
Vekhov D.A.^{a,****}, Elfimova N.S.^{a,*****}

^a Azov-Black Sea Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («AzNIIRKH»),
Rostov-on-Don, 344002, Russia

^b A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Sevastopol, 299011, Russia

*e-mail: l.zhivoglyadova@mail.ru; **nrevkov@yandex.ru; ***nebesikhina_n_a@azniirkh.ru,

****vekhovda@yandex.ru; *****elfimovanadya96@gmail.com

Clams of the genus *Corbicula* were discovered in the downstream of the Don River in the area of the warm channel of the Novochoerkassk hydroelectric power station in 2017 for the first time. According to conchological characters they were identified as *Corbicula fluminea*. The aim of this work is to confirm species identification using the molecular genetic methods and determination of the morphotype by shell morphometric indices: frontal (D/L) and sagittal (H/L) curvature (=Index of Roundness), convexity ((H+D)/L). According to the results obtained, the Asian clam was assigned to the European invasive lineage of the FW5 haplotype, taxonomically assigned to *C. fluminea* and morphologically to the R-morphotype.

Key words: alien bivalve, biological invasion, morphotype, haplotype, morphometric analysis of shell shape.

РОЛЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ АБИОТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ В ЧЁРНОМ МОРЕ В ДИНАМИКЕ ГРЕБНЕВИКОВ-ВСЕЛЕНЦЕВ

© 2023 Казьмин А.С.*, Шиганова Т.А.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, 117997, Россия;
e-mail: *akazmin@ocean.ru

Поступила в редакцию 23.07.2023. После доработки 26.09.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Представлен анализ мультидекадной, сезонной и межгодовой изменчивости гидрометеорологических параметров в Чёрном море применительно к динамике популяций гребневи́ков-вселенцев. Полиномиальные аппроксимации среднегодовых временных рядов указывают на нелинейный характер долгопериодной изменчивости рассматриваемых параметров. В Чёрном море обнаружены два интервала в 20 и 40 лет с разнонаправленными тенденциями изменений параметров. Исследовано влияние изменчивости абиотических факторов на два основных драйвера экосистемы, то есть на инвазивных гребневи́ков *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и его хищника *Beroe ovata* Bruguière, 1789. Гребневик *M. leidyi* вселился в Чёрное море в 1980-х гг., за ним последовал *B. ovata* в 1990-х. *M. leidyi* вызвал деградацию экосистемы на всех трофических уровнях, включая рыбные ресурсы. Последующее вселение его хищника *B. ovata* в Чёрное море способствовало значительному восстановлению экосистемы и рыбных запасов Чёрного моря, и этот процесс продолжается в Азовском море. Межгодовая динамика обоих гребневи́ков следует за изменчивостью температуры воды, но только тогда, когда она колеблется в благоприятных для них пределах. В случае превышения лимитов происходит резкое сокращение численности популяции.

Ключевые слова: мультидекадная, межгодовая и сезонная изменчивость, температура воздуха, температура воды, ветровой режим, гребневи́ки-вселенцы, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-64-73

Введение

Чёрное море – часть Понто-Каспийского бассейна, включающего также Азовское и Каспийское моря. В прошлом они несколько раз соединялись в единый бассейн, последний раз в период плиоцена, когда они были включены в почти пресное Понтийское озеро-море. В современную геологическую эпоху Чёрное море оставалось соединённым с Азовским морем через Керченский пролив, а после строительства Волго-Донского канала в 1952 г. все три моря были снова искусственно соединены. При этом Чёрное море стало донором аборигенных и инвазивных видов для Азовского и Каспийского морей.

Интенсивное судоходство способствовало вселению в Чёрное море чужеродных видов, распространяющихся далее в Азовское, Каспийское, Мраморное моря и в некоторых случаях в восточную часть Средиземного моря. Таким образом, Чёрное море стало основным реципиентом для инвазивных видов

и донором для морей Евразии. В результате местное биоразнообразие сократилось, и теперь вселенцы доминируют по числу видов в Понто-Каспийских морях. Среди них – агрессивный вредоносный гребневик *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 и его хищник, другой гребневик *Beroe ovata* Bruguière, 1789 стали основными движущими силами функционирования экосистем [Shiganova, 2009; 2010]. Понимание факторов, влияющих на натурализацию, распространение, выживание и воздействие инвазивных желетелых видов на экосистему имеет решающее значение для её восстановления.

Поскольку абиотические факторы среды (температура воздуха и воды, ветер, влажность атмосферы) существенно влияют на экосистемы морей Понто-Каспийского бассейна, изучение их изменчивости представляет важную задачу.

Долгопериодная изменчивость приземной температуры приповерхностного возду-

ха (ТПВ) и температуры поверхности моря (ТПМ) в Чёрном море в 1950–2005 гг., связанная с локальным ветровым режимом (который, в свою очередь, регулируется крупномасштабными атмосферными колебаниями), была изучена в ряде исследований (например, [Kazmin, Zatsepin, 2007; Kazmin, Zatsepin, Kontoyiannis, 2010; Kontoyiannis et al., 2012]).

Недавно Гинзбург с соавторами рассчитали линейные тренды гидрометеорологических параметров в Чёрном море за 1980–2020 гг. и показали, что по сравнению с увеличением ТПВ в регионе Чёрного и Азовского морей ($+0.053\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$ в 1980–2020 гг.) и ТПМ в Чёрном море ($+0.052\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$ в 1982–2020 гг.), значения этих параметров в 2000-е гг. заметно отличались от таковых в 1980–1990-е гг.: повысились максимальные среднемесячные летние и минимальные среднемесячные зимние температуры, увеличилось количество мягких зим [Ginzburg et al., 2021]. Среднегодовая температура Чёрного моря, которая не превышала $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 1980-х – начале 1990-х гг., с 2010 г. превысила $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ (с максимумом $16.71\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 2018 г.).

Анализ мультидекадной изменчивости гидрометеорологических параметров в Каспийском море недавно был проведён в [Kazmin, 2021].

В нашем исследовании представлены: (i) анализ нелинейной мультидекадной изменчивости абиотических параметров в Чёрном море в период 1948–2020 гг. и (ii) обобщённая изменчивость популяций инвазивных гребневиков в Чёрном море, связанная с мультидекадной, сезонной и межгодовой изменчивостью абиотических факторов.

Материалы и методы

Гидрометеорологические параметры среды, рассмотренные в данной работе, делятся на термические (температура приповерхностного воздуха – SAT (surface air temperature); температура поверхности моря – SST (sea surface temperature)), динамические (зональная компонента ветра – U ; меридиональная компонента ветра – V ; модуль скорости ветра $W=(U^2+V^2)^{0.5}$) и параметры, связанные с содержанием влаги в атмосфере (относительная влажность – RH (relative humidity), удель-

ная влажность – SH (specific humidity), скорость выпадения осадков – PR (precipitation rate) и общее влагосодержание атмосферы – PW (precipitable water). Среднемесячные значения параметров за период 1948–2020 гг., по данным реанализа NCEP/NCAR, были получены из NOAA/Physical Sciences Laboratory [2023]. Все атмосферные параметры были пространственно осреднены в пределах области, показанной на рис. 1. Далее среднемесячные значения были осреднены за год и построены временные ряды среднегодовых значений рассматриваемых параметров за период 1948–2020 гг.

В качестве примера на рис. 2 представлен оригинальный (не сглаженный) временной ряд SAT и временные ряды SAT для лета и зимы. Для каждого временного ряда были рассчитаны полиномиальные аппроксимации 2–4-й степени. Степени полиномиальных аппроксимаций были выбраны для наилучшего приближения временных рядов.

Несмотря на сезонную изменчивость в регионе, исследование выполнено на годовом временном масштабе, поскольку анализ сезонных различий показал, что мультидекадная изменчивость, как правило, согласована в течение года (рис. 2Б, а также [Kazmin, 2021]). При этом существуют определённые сезонные различия (как, по-видимому, и ло-



Рис. 1. Район исследования. Красный прямоугольник – область пространственного осреднения атмосферных параметров.

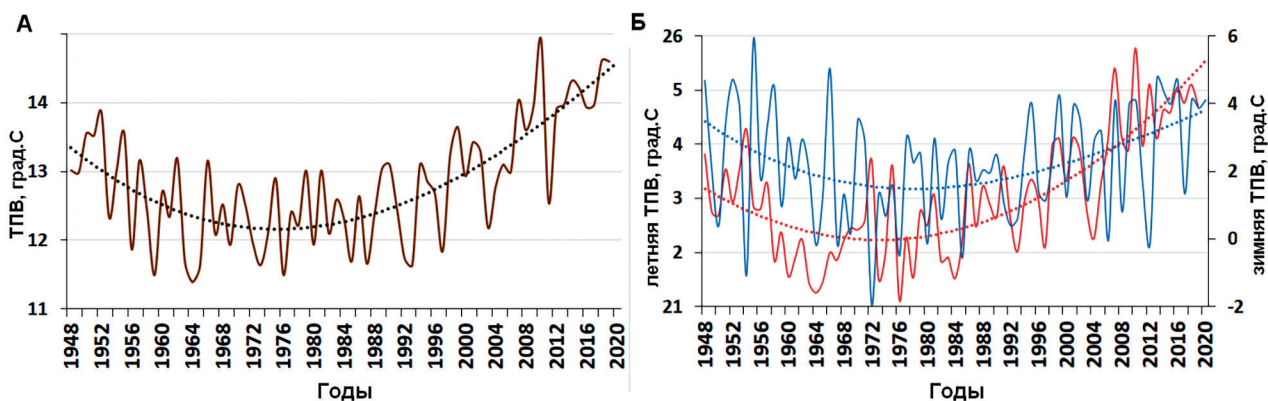


Рис. 2. Оригинальные ряды среднегодовых (А) и сезонных (Б, красные линии – лето, синие линии – зима) значений температуры приповерхностного воздуха (ТПВ). Точечные линии – полиномиальные аппроксимации.

кальные) которые следует детально проанализировать в будущем. Однако на начальном этапе нашей целью было выделить основные черты мультидекадной изменчивости на годовом временном масштабе и на пространственном масштабе бассейна.

Для сопоставимости результатов временные ряды были нормализованы следующим образом: $P_{norm} = (P - \mu) / \sigma$, где P_{norm} – нормированный параметр, P – исходный параметр, μ – среднее арифметическое распределения, σ – стандартное отклонение распределения. Далее были рассчитаны полиномиальные аппроксимации для нормализованных временных рядов.

Для оценки статистической значимости полученных корреляций нулевая гипотеза была проверена с помощью t-критерия Стьюдента. Все коэффициенты корреляции (R), представленные в данном исследовании, являются статистически значимыми с вероятностью >0.05 .

Результаты исследований

Полиномиальные аппроксимации временных рядов гидрометеорологических параметров. Полиномиальные аппроксимации нормализованных временных рядов (рис. 3) подтверждают нелинейный характер мультидекадной изменчивости рассматриваемых параметров.

В Чёрном море выделены два временных интервала средней продолжительностью 20 и 40 лет с разнонаправленными тенденциями изменения гидрометеорологических параме-

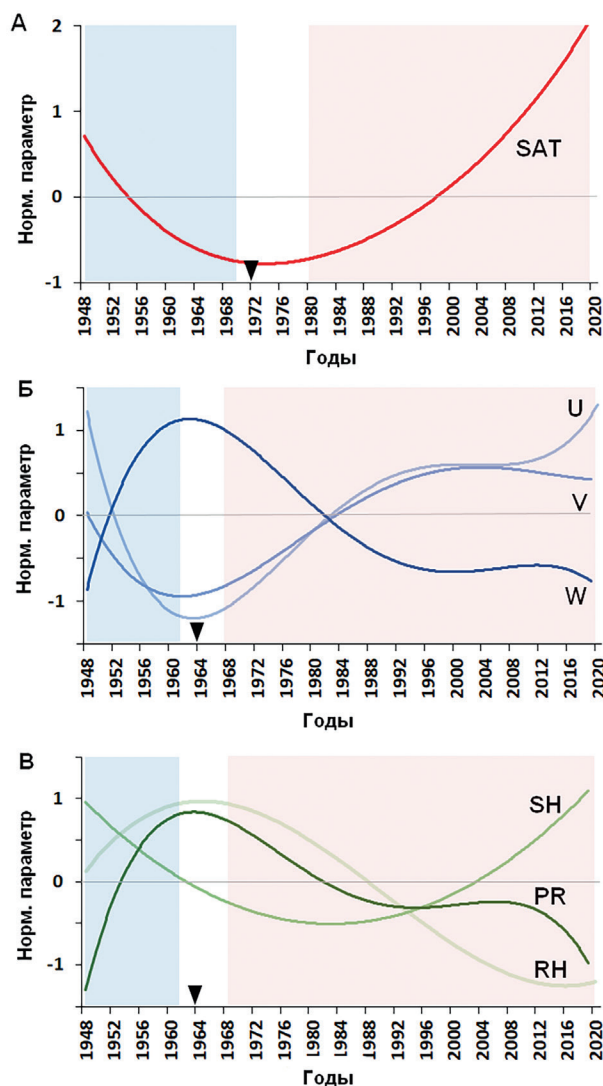


Рис. 3. Полиномиальные аппроксимации нормированных временных рядов гидрометеорологических параметров в Чёрном море: (А) – термические (SAT); (Б) – динамические (U, V, W); (В) – связанные с содержанием влаги в атмосфере (RH, SH, PR). Заливкой отмечены периоды увеличения/уменьшения соответствующих параметров. Чёрные треугольники на осях абсцисс обозначают периоды максимумов/минимумов соответствующих параметров.

тров (рис. 3). SAT уменьшалась в 1948–1968 гг. и увеличивалась в 1980–2020 гг. Минимальные значения, отмеченные чёрным треугольником на оси абсцисс (рис. 3А), наблюдались примерно в 1972 г.

Что касается динамических параметров, то U и V уменьшались в 1948–1964 гг. (рис. 3Б). Противоположные тенденции наблюдались после 1968 г. После этого, до конца периода наблюдений, динамические параметры изменялись незначительно, практически оставаясь постоянными (рис. 3Б).

Значения параметров, связанных с содержанием влаги в атмосфере (RH и PR), увеличивались в 1948–1962 гг. и уменьшались после 1968 г. до конца периода наблюдений. Однако структура SH была иной (снижение в 1948–1978 гг. и увеличение в 1984–2020 гг.) (рис. 3В).

Одним из примечательных результатов анализа наблюдений является то, что сдвиг динамического режима произошёл раньше, чем сдвиг термического и влажностного режимов (рис. 3, чёрные треугольники на осях абсцисс). В среднем временной лаг между зональной составляющей ветра и параметрами температуры и влажности воздуха составляет 6–8 лет. Это может свидетельствовать о ведущей роли климатических вариаций крупномасштабного атмосферного воздействия в региональной изменчивости термического и влажностного режимов.

Мультидекадная изменчивость ветрового режима и связанные с ней изменения

температуры воздуха. Над акваторией Чёрного моря при годовом осреднении преобладает режим северо-восточного атмосферного переноса. Зональная составляющая ветра превышает меридиональную примерно в два раза. Более подробно взаимосвязь между зональной и меридиональной составляющими ветра во время фаз повышения/понижения температуры воздуха в Чёрном море показана на рис. 4А. Эта иллюстрация показывает, что повышение температуры воздуха совпадает с ослаблением как зональной (восточной), так и меридиональной (северной) составляющих ветра. Противоположная ситуация наблюдается в фазе охлаждения воздуха (увеличение зонального и меридионального переноса).

Поскольку компоненты ветра действуют однонаправленно (повышение/охлаждение температуры воздуха совпадает с ослаблением/усилением обеих составляющих), разумно использовать скорость ветра (W) для корреляции с температурой воздуха. Взаимосвязь между W и температурой воздуха над Чёрным морем показана на рис. 4Б, который ясно демонстрирует, что в периоды похолодания снижение температуры связано с увеличением скорости ветра. Во время фазы потепления, наоборот, температура воздуха повышается из-за ослабления скорости ветра.

Мультидекадная изменчивость температуры воздуха и влагосодержания атмосферы. Далее кратко рассмотрены взаимосвязи между долгопериодной изменчивостью

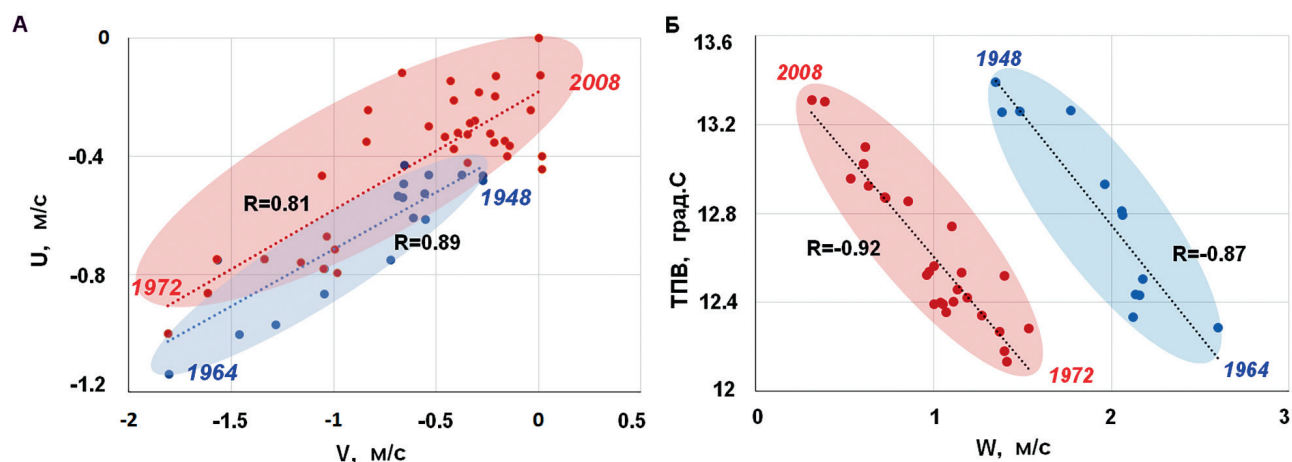


Рис. 4. А – корреляции между зональной (U) и меридиональной (V) компонентами ветра. 1948–1964/1972–2008 – периоды уменьшения/повышения ТПВ. Б – корреляции между модулем скорости ветра (W) и ТПВ. 1948–1964/1972–2008 – периоды уменьшения/повышения ТПВ. R – коэффициенты корреляции.

параметров влагосодержания в атмосфере и температурой воздуха. Удельная влажность, которая представляет абсолютную массу водяного пара на единицу массы воздуха независимо от его температуры, является одной из наиболее важных характеристик влажности. Удельная влажность положительно коррелирует ($R=0.8$) с температурой воздуха и уменьшается/увеличивается в периоды похолодания/потепления (рис. 3В). Поскольку сама по себе удельная влажность не зависит от температуры воздуха, её изменение может происходить за счёт испарения с поверхности воды или адвективного переноса. Учитывая, что в периоды повышения/понижения удельной влажности (потепления/охлаждения, соответственно) зональный перенос ослабевал/усиливался, основным фактором изменчивости удельной влажности должно быть испарение с поверхности моря. Таким образом, можно предположить, что повышение температуры воздуха вызывает усиленное испарение и наблюдаемое повышение удельной влажности, и наоборот.

Относительная влажность – это отношение парциального давления водяного пара в воздухе к равновесному давлению насыщенного пара при данной температуре. Относительная влажность зависит от температуры воздуха – при заданной удельной влажности относительная влажность будет ниже для тёплого воздуха и выше для холодного. Это объясняет наблюдаемую отрицательную корреляцию ($R = -0.75$) между температурой воздуха и относительной влажностью (рис. 3 А, В). В периоды похолодания/потепления происходит повышение/понижение относительной влажности.

Количество осадков также отрицательно коррелировало с температурой воздуха ($R = -0.81$). Оно увеличивалось в периоды похолодания и уменьшалось в периоды потепления (рис. 3 А, В). Количество осадков является результатом сложного взаимодействия ряда факторов и не может быть подробно проанализировано в данной работе.

Общее влагосодержание атмосферы, представляющее массу водяного пара в столбе воздуха на единицу площади от поверхности до верхней границы атмосферы, ведёт

себя аналогично относительной влажности: оно увеличивается в периоды охлаждения и уменьшается во время потепления. Однако статистически значимой корреляции между колебаниями общего влагосодержания атмосферы и температурой воздуха обнаружено не было.

Возможное влияние крупномасштабного атмосферного воздействия на ветровой режим в Понто-Каспийском бассейне. В контексте данного исследования представляет интерес взаимосвязь наблюдаемой мультитендекадной изменчивости гидрометеорологических параметров с крупномасштабными атмосферными процессами. Однако этот вопрос сложен и может послужить предметом для другого полномасштабного исследования. В связи с этим мы представили здесь лишь некоторые спорные предположения, основанные на качественном феноменологическом анализе.

Крупномасштабными атмосферными процессами, потенциально влияющими на долгосрочную изменчивость регионального ветрового режима над Понто-Каспийским бассейном, могут быть Северо-Атлантическое колебание (САК) (North Atlantic oscillation – NAO) и Восточно-Атлантическое – Западно-Русское колебание (ВАЗР) (East Atlantic – West Russian – EAWR). NAO связано с колебаниями разницы атмосферного давления между исландским минимумом и азорским максимумом в Северной Атлантике и может влиять на интенсивность западного атмосферного переноса над Европой вплоть до Восточного Средиземноморья и Каспийского региона. Колебательная система EAWR состоит из двух центров аномально-го атмосферного давления над Каспийским морем и Западной Европой и управляет режимом северо-восточного переноса в рассматриваемом регионе [Barnston, Livezey, 1987]. Существует ряд исследований поведения атмосферных процессов при различных комбинациях интенсивности NAO и EAWR. В частности, ослабление NAO (индекс NAO <0) в сочетании с усилением EAWR (индекс EAWR >0) создает условия для интенсификации северо-восточного переноса [Krichak, Kishcha, Albert, 2002].

В Чёрном море ситуация противоречива: общая картина изменчивости в 1948–1992 гг. согласуется с описанными комбинациями NAO и EAWR. Однако после 1992 г. не наблюдалось никакой выраженной тенденции в изменчивости северо-восточного переноса (рис. 5).

Мультидекадный абиотический фон вселения чужеродных гребневи́ков в Чёрное море. Вселение вредоносного гребневи́ка *M. leidy* в моря Понто-Каспийского бассейна первоначально произошло в Чёрном море с балластными водами в начале 1980-х гг. [Vinogradov et al., 1989; Shiganova et al., 2004; Oguz et al., 2008; Ghabooli et al., 2011] с Северо-Восточного побережья Америки. Примерно десять лет спустя, в 1990-х гг., за вселением *M. leidy* последовало вторжение его хищника *B. ovata* в Чёрное море. Вселе-

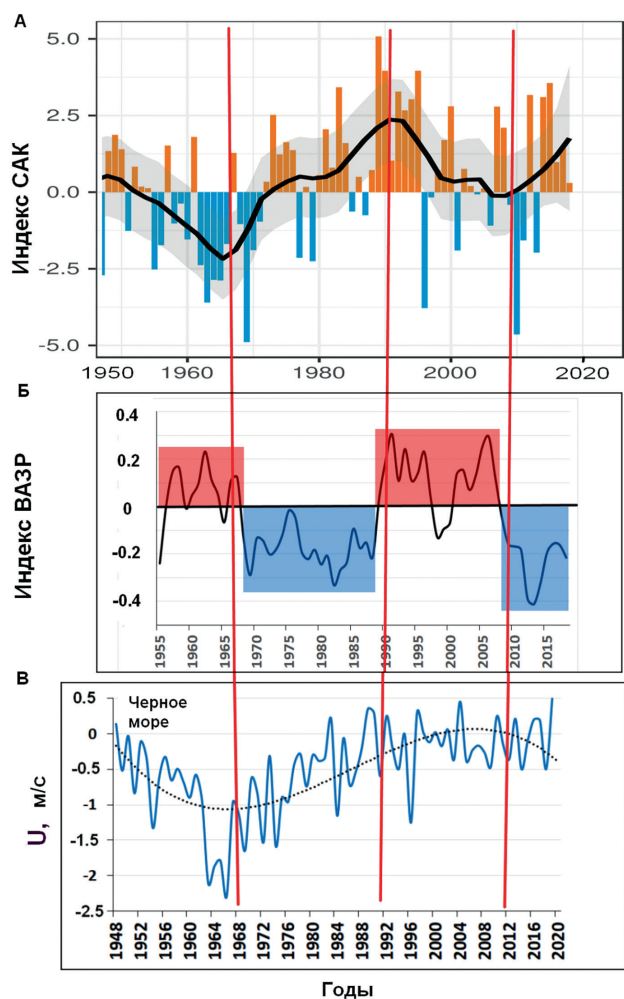


Рис. 5. Долгопериодная изменчивость индекса САК (А), индекса ВАЗР (Б) и зональной компоненты ветра U (В). Красные вертикальные линии отмечают годы минимальных и максимальных значений индекса САК.

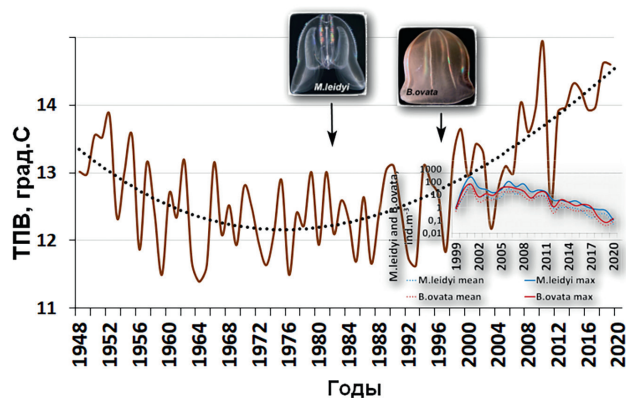


Рис. 6. Мультидекадная изменчивость ТПВ в районе Чёрного моря. На вставках изображения и время инвазии (стрелки) *M. leidy* и *B. ovata*, а также графики численности *M. leidy* (синий) и *B. ovata* (красный) (ind. m^{-3}) за соответствующий период.

ние обоих видов произошло во время фазы общего мультидекадного повышения температуры (рис. 6). Регулярные наблюдения за численностью гребневи́ков, доступные для Чёрного моря с 1999 г., указывают на постепенное сокращение популяций как *M. leidy*, так и *B. ovata* в 1999–2020 гг., совпадающее с резким увеличением SAT (рис. 6). Причиной этого может быть ухудшение условий размножения, в первую очередь для *M. leidy*, связанное с резким повышением температуры [Shiganova et al., 2014].

Сезонная динамика популяций гребневи́ков. Основным абиотическим фактором, влияющим на популяции инвазивных гребневи́ков, является температура воды [Shiganova et al., 2014, 2018]. Соответственно, сезонная динамика как *M. leidy*, так и *B. ovata* следует сезонному циклу температуры поверхности моря (ТПМ) (рис. 7).

В Чёрном море первое выметывание яиц *M. leidy* происходит при температуре 21 °С, но интенсивное размножение начинается при температуре 23 °С, и интенсивность размножения возрастает с повышением температуры до 25–26 °С в июле-августе. При температуре 26 °С уже наблюдается снижение скорости размножения, а при температуре выше 27 °С размножение *M. leidy* не наблюдалось [Shiganova et al., 2014].

До вселения *B. ovata*, *M. leidy* появлялся весной, начинал размножаться в июле, достигал пика размножения в августе, совпадающего с максимумом температуры воды

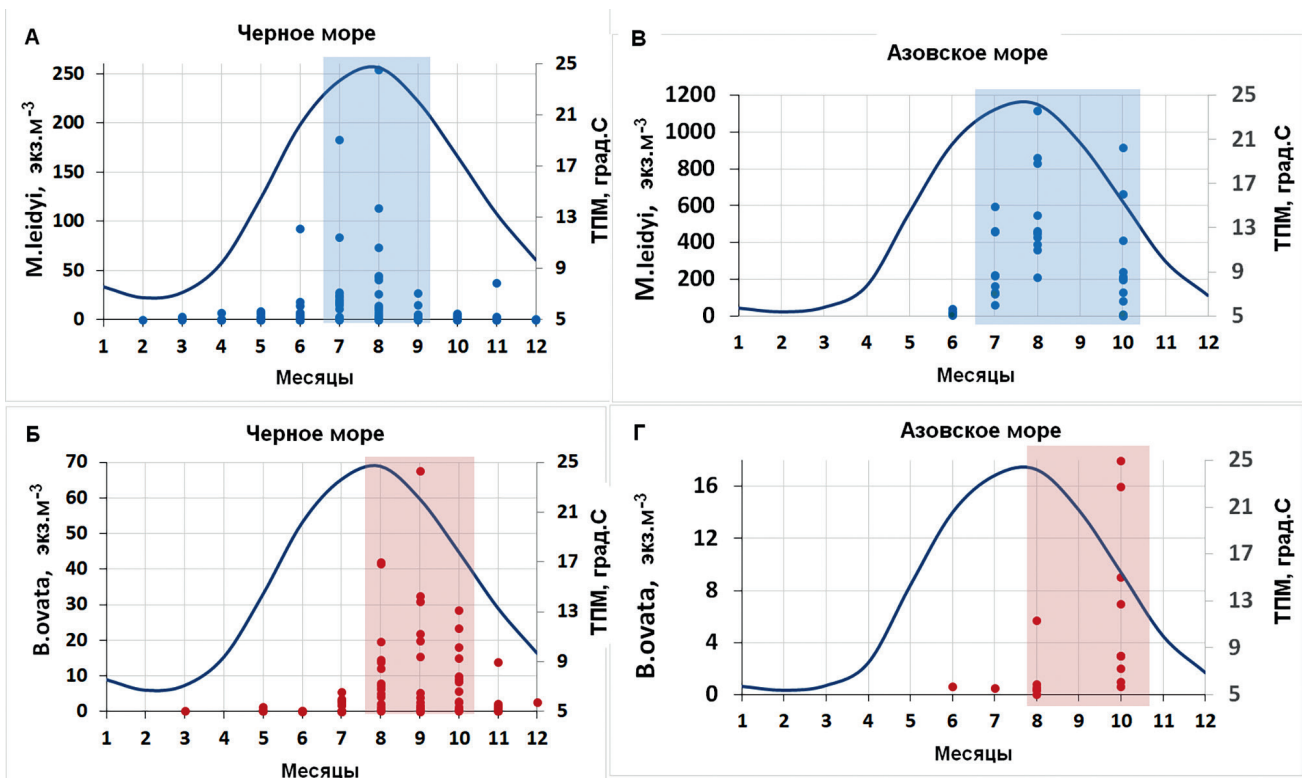


Рис. 7. Сезонная изменчивость численности взрослых особей *M. leidy* (синие точки) и *B. ovata* (красные точки) в Чёрном (А, Б) и Азовском (В, Г) морях с наложенной сезонной изменчивостью ТПМ (тёмно-синие линии). Цветная прямоугольная заливка выделяет периоды максимального развития популяций.

(рис. 7), и продолжал размножаться ранней осенью, а иногда и позже, в зависимости от температуры [Shiganova et al., 2018].

Сезонная динамика *B. ovata* в Чёрном море зависит от цикла сезонного развития его жертвы – *M. leidy*. Он появляется в толще воды, когда *M. leidy* достигает пика развития, и начинает размножаться, когда *M. leidy* достигает пика размножения [Shiganova et al., 2018]. Это связано с тем, что личинки *B. ovata* питаются личинками *M. leidy*. *B. ovata* обитает в толще воды до тех пор, пока его жертва *M. leidy* доступна, и исчезает, когда добыча полностью съедена. При повышении весенней и осенней температуры, наблюдавшемся в последние годы, оба гребневика можно встретить в небольших количествах даже в декабре.

Из Чёрного моря *M. leidy* вселился в Азовское море в августе 1988 г. [Studenikina et al., 1991]. С тех пор он ежегодно появляется в Азовском море, образуя самовоспроизводящуюся популяцию, которая полностью вымирает после понижения температуры до +4 °C [Mirzoyan et al., 2000]. Таким образом,

Азовское море является местом сезонного выселения для обоих гребневиков. В Азовском море *M. leidy* достигает более высокой численности по сравнению с Чёрным морем, особенно в случае его раннего появления. Тем не менее, биомасса здесь ниже, чем в Чёрном море из-за меньшего размера *M. leidy* и, соответственно, более низкого веса особей [Mirzoyan et al., 2000]. Сезонная динамика *M. leidy* в Азовском море аналогична динамике в Чёрном море, с пиком размножения, совпадающим с максимумом температуры воды. *B. ovata* появляется, когда *M. leidy* достигает пика развития, и начинает размножаться, когда *M. leidy* достигает пика размножения (рис. 7).

Межгодовая изменчивость популяций гребневиков. Анализ временных рядов межгодовой изменчивости *M. leidy* и *B. ovata*, сопоставленный с изменениями SST, показал, что максимумы численности обоих гребневиков совпали с увеличением SST в 2001–2002 и 2004–2008 гг. (рис. 8). Эти повышения температуры находились в пределах диапазона, благоприятного для развития гребневиков, и способствовали увеличению их популяций.

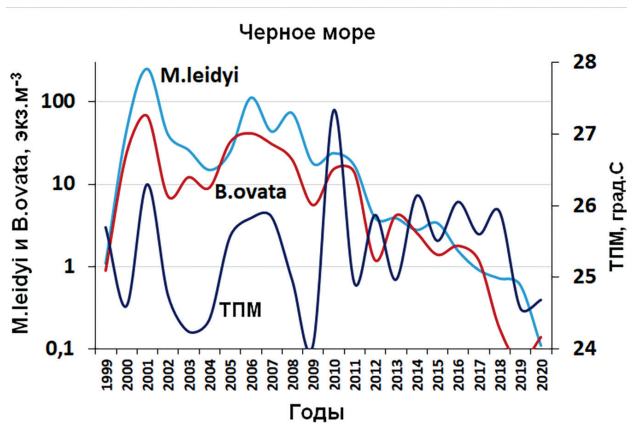


Рис. 8. Межгодовая изменчивость ТПМ и численности *M. leidyi* и *B. ovata* в Чёрном море.

Однако после резкого повышения SST до 27.5 °C в 2010 г. (что является критическим верхним пределом температурных условий для выживания видов) мы наблюдаем резкое сокращение популяций обоих гребневиков.

Заключение

В этом исследовании рассмотрена изменчивость основных абиотических факторов среды, которые могут влиять на экосистему Чёрного моря. Проведён анализ мультидекадной изменчивости гидрометеорологических параметров (термических, динамических и связанных с содержанием влаги в атмосфере) за период 1948–2020 гг. с использованием полиномиальных аппроксимаций временных рядов.

Полиномиальные аппроксимации позволили выделить в Чёрном море два временных интервала средней продолжительностью около 20 и 40 лет с разнонаправленными тенденциями изменения гидрометеорологических параметров. SAT уменьшалась в 1948–1968 гг. и увеличивалась в 1980–2020 гг. Что касается динамических параметров, то *U* и *V* уменьшались в 1948–1964 гг. Противоположные тенденции наблюдались после 1968 г. После этого, до конца периода наблюдений, динамические параметры изменялись незначительно, практически оставаясь постоянными. Значения параметров, связанных с содержанием влаги в атмосфере (*RH* и *PR*), увеличивались в 1948–1962 гг. и уменьшались после 1968 г. до конца периода наблюдений. Однако структура *SH* была иной (снижение в 1948–1978 гг. и увеличение в 1984–2020 гг.).

При годовом осреднении над черноморским бассейном преобладает режим северо-восточного ветра, при этом компоненты ветра действуют однонаправленно (повышение/охлаждение температуры воздуха совпадает с ослаблением/усилением обеих составляющих). В Чёрном море потепление/похолодание приповерхностного воздуха коррелирует с ослаблением/усилением модуля скорости ветра, поскольку обе ветровых компоненты обеспечивают одинаковый эффект.

Примечательным результатом анализа наблюдений является то, что сдвиг динамического режима произошёл на 6–8 лет раньше, чем сдвиг термического и влажностного режимов. Это может свидетельствовать о ведущей роли климатических вариаций крупномасштабного динамического атмосферного форсинга в изменчивости термических и влажностных параметров в Чёрном море.

Что касается параметров, связанных с влагосодержанием атмосферы, было обнаружено, что над Чёрным морем удельная влажность положительно коррелирует с температурой воздуха и её снижение/повышение совпадает с фазами охлаждения/потепления. Напротив, колебания относительной влажности и количества осадков отрицательно коррелируют с тенденциями изменений температуры воздуха.

Результаты качественного анализа влияния крупномасштабных атмосферных процессов на региональный ветровой режим указывают на то, что усиление восточного переноса (и, следовательно, похолодание) совпадает с ситуацией, когда индекс NAO снижается до отрицательных или нулевых значений, а индекс EAWR существенно положительный. Напротив, ослабление восточного переноса (и потепление) происходит в период резкого усиления NAO, совпадающего с сильно отрицательными значениями индекса EAWR. Однако в Чёрном море ситуация противоречива: общая картина изменчивости в 1948–1992 гг. соответствовала описанным комбинациям NAO и EAWR. Однако после 1992 г. не наблюдалось выраженной тенденции в изменчивости северо-восточного ветрового переноса.

Вселение вредоносного гребневика *M. leidy* в Понто-Каспийский бассейн первоначально произошло в Чёрное море с балластными водами в начале 1980-х гг., за которым последовало вселение его хищника, *B. ovata*, в 1990-х гг. Инвазия обоих видов в Чёрное море произошла во время фазы общего мультидекадного повышения температуры. Популяции как *M. leidy*, так и *B. ovata* в 1999–2020 гг. постепенно сокращались одновременно с резким повышением температуры.

В Чёрном море, до вселения *B. ovata*, *M. leidy* появлялся весной, начинал размножаться в июле, с пиком размножения в августе, совпадающим с максимумом температуры воды, и продолжал размножение ранней осенью, а иногда и позже, в зависимости от температуры.

Сезонная динамика *B. ovata* в Чёрном море зависит от сезонного развития его жертвы – *M. leidy*. *B. ovata* появляется, когда *M. leidy* достигает пика своего развития, и начинает размножаться, когда *M. leidy* достигает пика размножения благодаря тому, что личинки *B. ovata* питаются личинками *M. leidy*. *B. ovata* существует до тех пор, пока доступна его жертва *M. leidy* и исчезает, когда добыча полностью съедена. С повышением температуры в последние годы оба гребневика можно встретить в небольшом количестве даже в декабре. Сезонная динамика обоих видов в Азовском море следует динамике в Чёрном море.

Межгодовая изменчивость *M. leidy* и *B. ovata* в Чёрном море в 1999–2020 гг. показывает, что максимумы численности обоих видов совпадали с увеличением SST в 2001–2002 и 2004–2008 гг. Эти повышения температуры находились в пределах диапазона, благоприятного для развития гребневиков, и способствовали увеличению их популяции. Однако после резкого повышения SST до 27.5 °C в 2010 г. (критический верхний предел температуры для выживания) наблюдается резкое сокращение популяций обоих гребневиков. Мы не обнаружили влияния скорости ветра и влажности на динамику популяций гребневиков.

В целом, в работе документирована выраженная мультидекадная изменчивость аб-

иотических факторов среды в Чёрном море, которая может существенно влиять на экосистему. Кроме того, рассмотрена связь изменчивости популяций инвазивных гребневиков в Чёрном море с мультидекадными, сезонными и межгодовыми вариациями абиотических (главным образом, термических) факторов. Эти знания важны для понимания роли абиотического компонента в состоянии экосистемы и оценки стрессов, связанных с ожидаемыми изменениями климата.

Финансирование работы

Данное исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в соответствии с Соглашением № 075-15-2021-946 от 28.09.2021.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Barnston A., Livezey R.E., Classification, seasonality and persistence of low-frequency circulation patterns // Mon. Weather Rev. 1987. Vol. 115. P. 1083–1126.
- Ghabooli S., Shiganova T.A., Zhan A., Cristescu M., Eghtesadi-Araghi P., MacIsaac H., Kamakin. Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidy* in Eurasia // Biol Invasions. 2011. Vol. 13. P. 679–690.
- Ginzburg A.I., Kostianoy A.G., Serykh I.V., Lebedev S.A. Climate Changes in Hydrometeorological Parameters of the Black and Azov Seas (1980–2020) // Oceanology. 2021. Vol. 61. P. 900–912.
- Kazmin A.S. Multidecadal variability of the hydrometeorological parameters in the Caspian Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2021. Vol. 250. P. 107150. <https://doi.org/10.1016/j.eccs.2020.107150>.
- Kazmin A.S., Zatsepin A.G. Long-term variability of surface temperature in the Black Sea, and its connection with the large-scale atmospheric forcing // J. Mar. Syst. 2007. Vol. 68. P. 293–301.
- Kazmin A.S., Zatsepin A.G., Kontoyiannis H. Comparative analysis of the long-term variability of winter surface temperature in the Black and Aegean Seas during 1982–2004 associated with large scale atmospheric forcing // Int. Journal of Climatology. 2010. Vol. 30. P. 1349–1359.

- Kontoyiannis H., Papadopoulos V., Kazmin A., Zatsepin A., Georgopoulos D. Climatic variability of the sub-surface sea temperatures in the Aegean-Black Sea system and relation to meteorological forcing // *Clim. Dyn.* 2012. Vol. 39 (6). P. 1507–1525.
- Krichak S.O., Kishcha P., Albert P. Decadal trends of main Eurasian oscillations and the Eastern Mediterranean precipitation // *Theor. Appl. Climatol.* 2002. Vol. 72. P. 209–220.
- Mirzoyan Z.A., Volovik S.P., Kornienko G.G., Dudkin S.I., Lozhichevskaya T.V. Biology of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Sea of Azov // *Comb Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) in the Azov and Black Seas: Biology and consequences of settlement* / Ed. S.P. Volovik. Rostov-on-Don: AzNIIRKH, 2000. P. 101–144.
- NOAA/Physical Sciences Laboratory // (<https://psl.noaa.gov/cgi-bin/data/timeseries/timeseries1.pl>). Accessed 25.09.2023.
- Oguz T., Salihoglu B., Fach B. A coupled plankton-anchovy population dynamics model assessing nonlinear controls of anchovy and gelatinous biomass in the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2008. Vol. 369. P. 229–256. <https://doi.org/10.3354/meps07540>. 2008.
- Shiganova T.A. Non-native species in the Southern seas of Eurasia // Thesis of D. Sci. A.N. Severtzhev Institute of ecology and evolution RAS. Moscow. 2009. 642 p. (in Russian).
- Shiganova T. Biotic homogenization of inland seas of the Ponto-Caspian // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2010. Vol. 41. P. 103–126.
- Shiganova T.A., Alekseenko E., Moskolenko L., Nival P. Modelling assessment of interactions in the Black Sea of the invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* // *Ecol. Modell.* 2018. Vol. 376. P. 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.02.008>.
- Shiganova T.A., Dumont H.J., Mikaelyan A.S., Glazov D.M., Bulgakova Y.V., Musaeva E.I., et al. Interaction between the invading ctenophores *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their Influence on the pelagic ecosystem of the northeastern Black Sea // In: Dumont H., Shiganova T.A., Niermann U. (Eds.). *The Ctenophore Mnemiopsis leidyi in the Black, Caspian and Mediterranean Seas and Other Aquatic Invasions*. NATO Science Series: IV. Earth and Environmental Sciences. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004. Vol. 35. P. 33–70.
- Shiganova T.A., Sommer U., Javidpour J., Molinero J.C., et al. Adaptive strategy of the invader *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe* spp // In: Pitois S., Shiganova T. (Eds.). *The Eurasian Seas*. ICES/CIEM Workshop A, Coruna. 2014. P. 4–11.
- Studenikina E.I., Volovik S.P., Miryozan I.A., Luts G.I. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the sea of Azov // *Oceanology*. 1991. Vol. 31. P. 722–725.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Musaeva I.A., Sorokin P.Y. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (ctenophora: lobata) – new settlers in the Black Sea // *Oceanology*. 1989. Vol. 29. P. 293–298.

THE ROLE OF ABIOTIC ENVIRONMENTAL PARAMETERS VARIABILITY IN THE BLACK SEA IN DYNAMICS OF THE INVASIVE CTENOPHORES

© 2023 Kazmin A.S.*, Shiganova T.A.

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997, Russia;
e-mail: *akazmin@ocean.ru

Analysis of the multidecadal, seasonal and interannual variability of hydrometeorological parameters in the Black Sea with application to invasions of ctenophores is presented. Polynomial approximations of annual time series indicate the nonlinear nature of the long-term variability of the parameters under consideration. In the Black Sea two intervals of 20 and 40 years with multidirectional trends are detected. Effect of abiotic factors variability on two main ecosystems drivers i.e., invasive ctenophores *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 and its predator *Beroe ovata* Bruguière, 1789 have been analyzed. Ctenophore *M. leidyi* invaded the Black Sea in the 1980s followed by *B. ovata* in 1990s. *M. leidyi* caused ecosystem degradation at all trophic levels, including fish resources. Subsequent introduction of its predator *B. ovata* in the Black Sea contributed to a significant restoration of the ecosystem and fish stocks of the Black Sea and this process continues in the Sea of Azov. Interannual dynamics of both ctenophores follows water temperature, but only when it varies within favorable limits. In the case of exceeding the limits, a sharp decline of population occurs.

Key words: multidecadal, seasonal and interannual variability, air temperature, water temperature, wind regime, invasive ctenophores, Black Sea.

ТЕНДЕНЦИИ РАССЕЛЕНИЯ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «ЗАЛЕСЁННЫЙ ОВРАГ У Д. ВЛАСЬЕВО» (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

©2023 Куклина А.Г.^{а, *}, Озерова Н.А.^{б, **}, Швецов А.Н.^{а, ***},
Шайкина М.В.^{а, ****}, Ёлкина Е.С.^{с, *****}

^а Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук, г. Москва, 127276, Россия

^б Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук,
г. Москва, 125315, Россия

^с Институт космических исследований Российской академии наук, г. Москва, 117997, Россия
e-mail: *alla_gbsad@mail.ru; **ozeroва-nad@yandex.ru; *** floramoscow@mail.ru; **** mshajk@yandex.ru;
*****e-yolkina@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.06.2023. После доработки 26.09.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Вопросу сохранения биоразнообразия уделяется большое значение. Особенно внимательно изучаются виды растений, находящиеся под угрозой исчезновения, исследуются случаи деградации фитоценозов. Инвазионная флора нуждается в оценке на природоохранных территориях. Одной из причин утраты уникальных природных экосистем является вторжение чужеродных организмов, чем и объясняется актуальность исследования. Основная цель настоящей публикации – изучение распространения инвазионных видов растений на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» в Московской области. В ходе полевых маршрутов в 2017–2022 гг. обследованы различные биотопы на площади около 98 га. Инвазионная флора включает 15 видов, среди которых наиболее активен *Heracleum sosnowskyi*. Оценка степени натурализации инвазионных видов на ООПТ показала, что у большинства видов этот процесс идёт медленнее, чем в среднем по Московской области, соседней Рязанской области и в целом по Средней России. Вероятно, такая тенденция обусловлена слабой степенью антропогенной нарушенности территории и низким числом чужеродных особей. При этом на ООПТ отмечена экспансия *H. sosnowskyi*, приводящая к частичному изменению растительного покрова и состава аборигенной флоры, включая редкие и охраняемые виды. Спутниковый мониторинг позволил определить ориентировочный период проникновения *H. sosnowskyi* и оценить скорость его распространения по ООПТ. Выявленные чужеродные таксоны – *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Impatiens parviflora*, *Echinocystis lobata*, *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus* и *E. canadensis* входят в число 100 наиболее опасных инвазионных видов на территории Российской Федерации, которые способны к повышению инвазионного потенциала в случае нарушений природоохранного режима ООПТ.

Ключевые слова: инвазионные виды растений, спутниковый мониторинг, натурализация, памятник природы, Московская область.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-74-85

Введение

Памятник природы «Залесённый овраг у д. Власьево» создан в 1987 г. и с этого времени имеет статус особо охраняемой природной территории (далее – ООПТ) регионального значения. Он расположен в городском округе Луховицы Московской обл. севернее д. Власьево на правом берегу р. Осётр (54°54'42" с. ш., 38°48'00" в. д.) и занимает площадь 98,7 га. Здесь, на северных склонах Среднерусской возвышенности, находится участок естественного широколиственного леса, образованного *Quercus robur* L., *Tilia cordata*

Mill., *Fraxinus excelsior* L. и *Acer platanoides* L., с разновозрастными посадками хвойных пород (в основном, *Pinus sylvestris* L., *Larix decidua* Mill. и *Picea abies* (L.) Н. Karst.) и старыми липовыми аллеями. ООПТ пересекает долина р. Гремячевки. Согласно кадастровым документам, охране подлежит овраг шириной до 80 м и протяжённостью около 2 км с выходами известняков, где сосредоточены ценные экосистемы с редкими и уязвимыми видами растений, а также зимуют крупные колонии летучих мышей (отряд Chiroptera) [Залесённый овраг..., 2022].

Известно, что в XIX–XX вв. на левом берегу р. Гремячевки размещалась дворянская усадьба, хозяин которой – С.Д. Ржевский – создал дендропарк, оценённый современниками как уникальная частная коллекция разнообразных хвойных пород [Никитин, 2013]. На правом берегу реки в начале XX в. находилась ещё одна усадьба, принадлежавшая помещикам Вышеславцевым. Эти парковые насаждения, частично сохранившиеся к началу XXI в., имеют природно-историческую ценность [Озерова, Куклина, 2019; Озерова и др., 2023]. В настоящее время природоохранный объект, соседствующий с деревнями, детским оздоровительным центром и туристической базой, испытывает антропогенное воздействие. Памятник природы пересекает сеть тропинок, по которым ходят сборщики грибов и ягод, ездят квадроциклы. В летнюю пору здесь бывают студенты, занимающиеся исследованиями во время полевых практик. Вблизи берега р. Осётр, на некоторых полянах можно встретить следы кострищ, оставленные рыбаками и отдыхающими.

Изучение закономерностей формирования биоценозов, включающих чужеродные компоненты, необходимо для понимания потенциальных возможностей существования флористических элементов и сохранения целостности природных сообществ. В литературных источниках, посвящённых ООПТ Московского региона, основное внимание авторы уделяют учёту и мониторингу редких и исчезающих видов [Воеводин и др., 2019], либо развитию туристического потенциала этих территорий [Лихарева, 2023]. О наличии адвентивного и синантропного компонента на ООПТ сообщается фрагментарно и для других регионов [Кузовенко и др., 2023; Письмаркина, 2016].

Познание тенденций распространения инвазионных таксонов на ООПТ имеет большое значение, так как их внедрение в естественные сообщества приводит к сокращению биологического разнообразия, способствует преобразованию биоценозов, что приводит к глобальным экологическим, экономическим, а порой и социальным последствиям [Richardson, Pysek, 2006; Виноградова и др., 2010].

Цель работы – выявить инвазионные виды растений на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» в городском округе Луховицы Московской обл. и оценить темпы их распространения. В задачи исследования входило изучение тенденций расселения инвазионных видов растений, состояния охраняемых флористических объектов; анализ степени натурализации отдельных инвазионных таксонов с использованием спутникового мониторинга, а также выявление потенциально опасных адвентивных видов растений.

Материалы и методы

Флористические исследования на ООПТ «Залесённый овраг у д. Власьево» в городском округе Луховицы Московской обл., охватившие все биотопы, проведены в 2017–2022 гг. Собранный и определённый гербарий передан на хранение в ГБС РАН (МНА).

Известно, что многие инвазионные (инвазивные) растения, например, *Solidago canadensis* L., *S. gigantea* Aiton, *Ambrosia artemisiifolia* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden. и др., распространяются на открытых пространствах, образуя сплошные заросли и занимая обширные площади [Виноградова и др., 2010]. Наиболее удобным объектом для исследования с применением методов дистанционного зондирования является *H. sosnowskyi*. Потенциальная разделимость *H. sosnowskyi* и других типов растительного покрова подтверждается рядом современных исследований в области анализа спутниковых изображений [Мышляков, Артёмова, 2017; Рыжиков, 2017; Tovstik et al., 2018; Visockienė et al., 2020]. Для анализа площадей, занятых им в различные годы, проведён спутниковый мониторинг. Работа осуществлялась в системе «VEGA-Science» [Loupian et al., 2022] с использованием ресурсов ЦКП «ИКИ-Мониторинг» [Лупян и др., 2019], предоставляющей возможность анализа спутниковых данных. С помощью инструментов классификации единичных спутниковых изображений летних сезонов были получены карты (так называемые «маски расположения борщевика»), отражающие вероятные очаги произрастания *H. sosnowskyi* на 2015, 2018 и

2022 г. Годы выбраны исходя из доступности открытых данных высоко пространственного разрешения (10 м/пиксель), так как спутник Sentinel-2 (A, B) был запущен в 2015 г. Для распознавания *H. sosnowskyi* использован непараметрический классификатор Random Forest [Breiman, 2001], учитывающий неоднородность разделяемых классов. Обучающие выборки формировались на основе фотоинтерпретации открытых спутниковых данных высокого пространственного разрешения и полевых наблюдений авторов, которые актуализировались для каждого временного среза. Признаками служили яркости пикселей в зелёном (543–578 нм), красном (650–680 нм) и инфракрасном (785–899 нм) каналах прибора MSI. В результате были сформированы два класса: «борщевик Сосновского» и «другие».

При обследовании ООПТ выяснилось, что многие чужеродные виды, включая *H. sosnowskyi*, расселяются под пологом леса и поэтому не могут являться объектами для спутникового мониторинга. Исследование таких популяций проводилось в ходе полевых маршрутов с применением традиционных фитоценологических методик [Иванова, Чижова, 2010], связанных с визуальной оценкой численности, плотности, структуры растительных сообществ и др. [Воронов, 1973; Андреева и др., 2002; Озерова, Кривошеина, 2022].

Результаты и обсуждения

В процессе многолетних исследований на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» выявлены 323 вида сосудистых растений, в том числе 51 вид чужеродной флоры [Озерова и др., 2023]. Особенностью чужеродного компонента на ООПТ является то, что 26 видов (50.9% от общего числа таксонов чужеродной флоры), были интродуцированы на рубеже XIX–XX вв. в усадьбах, располагавшихся на обоих берегах р. Гремячевки.

Натурализовавшийся инвазионный компонент, который образовал устойчивые самовоспроизводящие популяции и наносит существенный ущерб аборигенной флоре, представлен 15 видами (15.8% от общего числа чужеродных таксонов, или 4.6% от общего

числа таксонов на ООПТ). Среди инвазионных видов только 3 были преднамеренно интродуцированы, проникновение остальных 12 связано с другими векторами инвазии. Инвазионный компонент характеризуется различной степенью натурализации: 6.7% приходится на агриофиты, 53.3% – на эпекофиты, 40% – на колонофиты. На ООПТ их степень натурализации выражена слабее, чем в сопредельных регионах (табл. 1 и рис. 1).

Агриофиты. Особое внимание следует обратить на увеличивающуюся с каждым годом площадь, занятую *H. sosnowskyi*. Этот устойчивый вид, получивший широкое распространение в Нечерноземье в качестве силосной культуры в XX в., способен успешно осваивать долины рек [Ozerova et al., 2017; Krivosheina, Ozerova, 2019; Dalke et al., 2020; Озерова и др., 2023]. На ООПТ *H. sosnowskyi* образовал сплошные заросли в луговой пойме р. Осётр и устьевой части балки. Он полностью вытеснил из долины р. Гремячевка ранее отмеченные здесь папоротники – кальцифильный *Cystopteris fragilis* Bernh. и *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Вероятно, что в пойме р. Гремячевка в результате появления зарослей *H. sosnowskyi* исчезли редкие и уязвимые для Московской обл. таксоны — *Campanula trachelium* L. и *C. latifolia* L., указанные здесь ранее [Тихомиров, 1978]. В настоящее время *H. sosnowskyi* продолжает разрастаться по пойменному лугу с выходами грунтовых вод, занимая немногочисленные местообитания редкого вида *Scrophularia umbrosa* Dumort, занесённого в «Красную книгу Московской области» [2018]. *H. sosnowskyi* также массово присутствует у ключей в пойме р. Гремячевка, где ещё 5 лет назад была выявлена охраняемая популяция *Glyceria nemoralis* (Uechtr.) Uechtr. et Koern. [Озерова, Куклина, 2019], нуждающаяся в постоянном мониторинге. К 2022 г. *H. sosnowskyi* проник на опушки широколиственного леса и участки вдоль асфальтированной дороги и появился в местах произрастания охраняемого и уязвимого вида *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. Таким образом, *H. sosnowskyi* на ООПТ проявляет себя как типичный агриофит.

Первые скопления *H. sosnowskyi* на ООПТ удалось уверенно дешифровать в 2011 г. по

Таблица 1. Сравнение степени натурализации инвазионных видов на ООПТ с другими регионами

Вид	На ООПТ*	Московская область**	Рязанская область***	Средняя Россия****
<i>Acer negundo</i>	эпекофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Amelanchier × spicata</i>	колонофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Bidens frondosa</i>	эпекофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Echinocystis lobata</i>	эпекофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Erigeron annuus</i>	эпекофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Erigeron canadensis</i>	эпекофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	агриофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	колонофит	эпекофит	эпекофит	эпекофит
<i>Impatiens parviflora</i>	эпекофит	эпекофит	агриофит	агриофит
<i>Matricaria discoidea</i>	эпекофит	агриофит	агриофит	агриофит
<i>Oxalis stricta</i>	эпекофит	агриофит	–	эпекофит
<i>Populus alba</i>	колонофит	колонофит	эпекофит	агриофит
<i>Puccinellia distans</i>	колонофит	эпекофит	эпекофит	эпекофит
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	колонофит	колонофит	колонофит	колонофит
<i>Symphytum caucasicum</i>	колонофит	колонофит	–	эпекофит

* По наблюдению авторов; ** согласно С.Р. Майорову с соавторами [2020]; по Т.А. Палкиной [2011]; *** по Ю.К. Виноградовой и др. [2010].

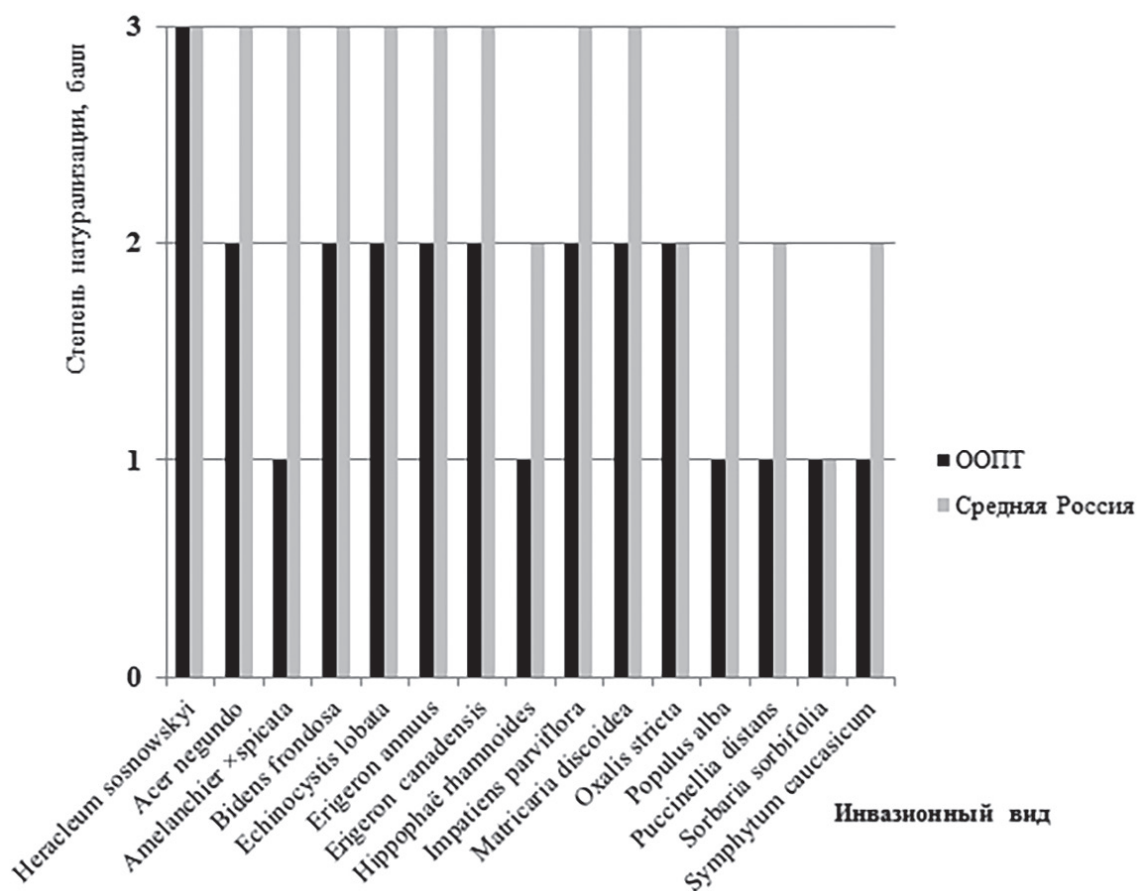


Рис. 1. Сравнение степени натурализации инвазионных видов растений на ООПТ «Залесённый овраг у д. Власьево» и в Средней России: 1 балл – колонофит; 2 балла – эпекофит; 3 балла – агриофит.

спутниковым снимкам сверхвысокого разрешения, доступных в виде мозаик в системе Google Earth [2023], часто используемой для проведения визуального дешифрирования [Lesiv et al., 2018]. Позже просматривались более заметные очаги инвазионного вида, активно разрастающиеся как в районе поймы р. Осётр, так и на опушке леса. С 2015 г. появилась возможность автоматической идентификации *H. sosnowskyi* по спектральным признакам с достаточным пространственным разрешением, и, соответственно, возможность оценки динамики его распространения и картографирования на 2015, 2018 и 2022 гг.

С учётом дальности распространения семян (в среднем на 2.5 м и до 5 м в год) [Krivosheina et al., 2020] и времени, необходимым для образования заметных куртин (в течение 3–5 лет) [Харкевич и др., 1964], вероятным периодом проникновения одиночных растений следует считать 2005–2007 гг. «Нулевой» *H. sosnowskyi* мог появиться в пойме в районе ООПТ примерно в 2003 г. Вероятно, в 2015 г., когда участки, занятые *H. sosnowskyi*, были приурочены к луговой пойме р. Осётр, он ещё не успел проникнуть на лесной участок (рис. 2).

Полученные картосхемы (рис. 2–4) отражают состояние очагов *H. sosnowskyi* на ООПТ и прилегающих участках. На снимках 2018 и 2022 гг. заметно увеличение площадей, занятых *H. sosnowskyi* на луговых пойменных участках (табл. 2). В 2018 г. отмечает-

ся постепенный рост плотности и увеличение количества больших куртин (рис. 3), а к 2022 г. происходит их смыкание (рис. 4). К этому времени сплошные заросли *H. sosnowskyi* образовались в устьевой части долины р. Гремячевки и протянулись в виде полосы шириной до 50 м вдоль русла р. Осётр. Отдельные куртины появились по границам леса в южной и восточной частях ООПТ. Данные спутниковых снимков подтверждаются нашими полевыми наблюдениями.

Таким образом, за последние 7 лет (с 2015 по 2022 г.) *H. sosnowskyi* увеличивал занятую им площадь в среднем на 0.48 га в год. Однако если считать временем появления первых одиночных растений 2005 г., то он продви-

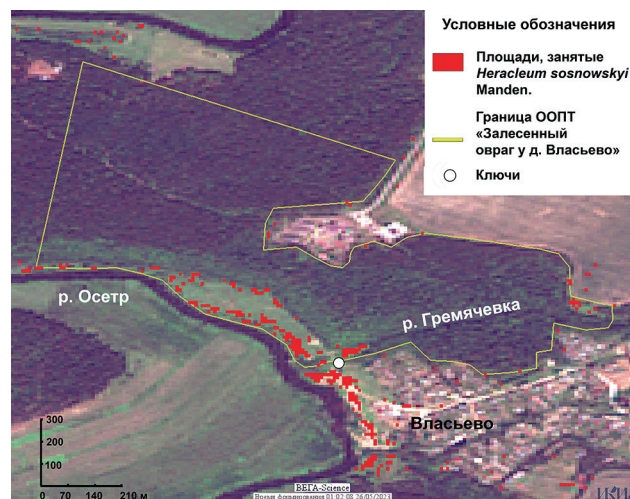


Рис. 3. *Heracleum sosnowskyi* в 2018 г. на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» и в его окрестностях.



Рис. 2. *Heracleum sosnowskyi* в 2015 г. на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» и в его окрестностях.



Рис. 4. *Heracleum sosnowskyi* в 2022 г. на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» и в его окрестностях.

Таблица 2. Динамика увеличения площади, занятой *H. sosnowskyi* на территории памятника природы

Год	Площадь, занятая <i>H. sosnowskyi</i>		
	В речной пойме, согласно спутниковым снимкам, га	В лесной зоне, согласно полевым наблюдениям, га	Общая площадь под инвазионным видом, га
2015	0.63	–	0.63
2018	1.18	менее 0.02 (менее 20 м ²)	1.20
2022	1.9–3.2*	0.2 (200 м ²)	до 3.4

* Минимальная и максимальная оценка площади по спутниковым данным.

гался уже на 0.2 га/год. По-видимому, скорость расселения *H. sosnowskyi* не была равномерной и могла расти по мере увеличения плотности зарослей, а вместе с ней – семенной продуктивности популяции, поскольку *H. sosnowskyi* размножается исключительно семенами.

Отметим, что с 2017 г. в Московской обл. стартовала программа, направленная на удаление *H. sosnowskyi* с земельных участков [Закон Московской области..., 2018]. Наиболее часто применявшимся способом борьбы в это время был химический [Далькэ и др., 2018]. По спутниковым изображениям видно, что борьба с *H. sosnowskyi* велась на занятых им территориях в пойме р. Осётр в 2019, 2020, 2021 и 2022 гг., в том числе с помощью распахки. На сайте «Геопортал Подмосковья» в качестве «участков борьбы с борщевиком Сосновского» отмечен весь пойменный луг в границах ООПТ и территории рядом с д. Власьево [Геопортал..., 2023]. Данных для более ранних периодов, а также информации о применяемых методах борьбы у авторов нет, но известно, что в 2021 г. был использован гербицид «Горгон». На картосхеме за 2022 г. можно заметить, что площадь, занятая *H. sosnowskyi*, значительно сократилась, по сравнению с 2018 г., но лишь в местах обработки – у д. Власьево.

Эпекофиты. Некоторые виды, появившиеся на территории памятника природы во второй половине XX в., пока ещё немногочисленны, но со временем могут занять значительные участки. Вдоль тропинок по увлажнённым ложбинам и лесным опушкам единично встречается *Impatiens parviflora* DC. Степень натурализации этого вида (эпекофит) здесь слабее, чем в других регионах Московской обл., где в настоящее время этот

вид часто доминирует в травянистом ярусе смешанных лесов, образуя сплошное покрытие [Kuklina, Ozerova, 2022]. Также по нарушенным антропогенным местообитаниям единично (от 5 до 20 особей) растут *Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L. (= *Conyza canadensis* (L.) Cronq.), *Matricaria discoidea* DC. и *Oxalis stricta* L. Поскольку они способны к воспроизводству на удалении от родительских особей, то на ООПТ характеризуются как эпекофиты.

В составе растительных сообществ поймы отмечены *Echinocystis lobata* Torr. & A. Gray, оплетающий деревья и кустарники, и *Bidens frondosa* L., приуроченная к урезу воды. Оба вида – однолетние растения, на ООПТ растут спорадически в разных местах, не образуя сплошных зарослей, причём *B. frondosa* ведёт себя как «пионерное» растение, осваивая свободные от других видов участки поймы. Оба эпекофита распространяются лишь по нарушенным местам обитания.

По берегу р. Осётр в составе ивняков и черноольшанников довольно обычен *Acer negundo* L. (рис. 2). В прибрежной зоне ООПТ отмечены как взрослые деревья, так и самосев этого вида, что указывает на возможность воспроизводства потомства. Появлению и массовому присутствию вида в окрестностях памятника природы, вероятно, предшествовали озеленительные посадки деревьев *A. negundo* в XX в. в заповедной зоне «Белый колодец» г. Зарайска, расположенной в среднем течении р. Осётр [Леонова, Леонов, 2019], так как, по нашим наблюдениям, в близлежащих населённых пунктах посадки этого вида отсутствуют [Озерова и др., 2021]. В Российской Федерации *A. negundo* относится к числу 100 наиболее опасных инвазионных видов [Самые опасные..., 2018] и имеет

обширный вторичный ареал от Калининграда до Приморского края [Kostina et al., 2016], но на ООПТ произрастает только в прибрежной зоне, где занимает нарушенные местообитания. *A. negundo* не вторгается под полог широколиственного леса и остаётся на этапе дичания, не вступая в конкуренцию с аборигенными видами. Этот факт свидетельствует о неспособности *A. negundo* внедриться в сообщество широколиственного леса, что ранее было отмечено в литературе [Виноградова и др., 2022], и на ООПТ характеризует его как эфекофита.

Колонофиты. Некоторые инвазионные виды в памятнике природы происходят из старых парковых посадок. По итогам исследования усадьбы С.Д. Ржевского у д. Власьево в 2012 г. рязанский историк А.О. Никитин писал: «Впечатляют своими размерами старые экземпляры *Populus alba* L.» [Никитин, 2013. С. 249]. В 2022 г., обследуя памятник природы, мы обнаружили на левом берегу р. Гремячевка две группы (~ 20 деревьев) *P. alba*, образованные 40–60-летними особями высотой около 30 м, со стволами окружностью до 230 см и диаметром до 73 см. Вероятно, эти *P. alba* являются корневой порослью от двух не сохранившихся родительских особей и выросли в радиусе 10–30 м от них. Во вторичном ареале, в Северной Америке, колонии *P. alba* занимают большие пространства. В США этот вид не проявляет инвазионной активности [Spies, Barnes, 1981]. В Канаде, где *P. alba* распространён локально, его характеризуют как слабо инвазионный вид – Minor Invasive Aliens. Хотя для Средней России *P. alba* отмечен как агриофит [Виноградова и др., 2010], а в Рязанской обл. его считают потенциально инвазионным [Палкина, 2011]. На ООПТ во Власьево этот вид следует отнести к колонофитам, так как долгие годы *P. alba* занимает здесь довольно ограниченную площадь.

По обоим берегам на террасах в долине р. Гремячевка сохранились посадки из *Sorbaria sorbifolia* (L.) A.Br. (длиной 30–50 м и шириной до 10 м, более 100 особей). Естественный ареал вида находится в Сибири, на Дальнем Востоке и в Центральной Азии. *S. sorbifolia* интродуцирована в Европе с XVIII в. и способна формировать обширные плотные за-

росли, влияя на структуру лесных сообществ [Tomaszewski, 2001; Виноградова и др., 2010]. В парковых и лесных сообществах этот вид не требователен к условиям освещённости [Veselkin et al., 2022]. На ООПТ *S. sorbifolia* устойчиво обосновалась вдоль оврага, где, судя по всему, успешно существует в одних и тех же местах вот уже более столетия, поэтому причислена к колонофитам.

На правом берегу р. Гремячевки, рядом с сохранившимся фундаментом разрушенной постройки, обнаружены 4 разновозрастных куста *Amelanchier* × *spicata* (Lam.) C. Koch. Поскольку среди сведений о культивируемых во Власьево растениях этот вид не значился, мы не можем утверждать о его преднамеренной интродукции. Вместе с тем, известно, что в XIX в. иргу ценили за декоративные качества и культивировали во многих европейских странах: с 1800 г. – в Германии, с 1830 г. – в Швеции. В 1899 г. виды *Amelanchier* Medik., включая *A.* × *spicata*, российский селекционер и садовод Р. Шредер выращивал в Москве, в дендрологическом саду сельскохозяйственного института [Куклина, 2007; Kuklina, 2011]. В начале XX в. *A.* × *spicata* значилась во «Всеобщем каталоге» Н. Киммеля [Kummel, 1907] и её вполне могли приобрести для дендропарка во Власьево. В настоящее время в Российской Федерации *A.* × *spicata* относится к 100 наиболее опасным инвазионным видам [Самые опасные..., 2018] и в ряде областей Средней России ведёт себя как активно натурализовавшийся инвазионный вид; внедряющийся под полог естественных лесных сообществ [Kuklina et al., 2018]. Однако наши наблюдения в 2020–2022 гг. показали, что на ООПТ *A.* × *spicata* малочисленна, как и *Populus alba*, занимает ограниченный участок, поэтому должна быть причислена к колонофитам.

У восточной границы ООПТ в долине р. Гремячевка натурализовался *Symphytum caucasicum* M. Vieb. Он растёт по краю просёлочной дороги и, вероятно, попал сюда с приусадебных участков д. Власьево вместе с растительным мусором. *S. caucasicum* образует куртину, которая сохраняется в течение нескольких лет наблюдений на одном месте, поэтому относится к колонофитам.



Рис. 5. Распространение инвазионных и редких видов растений на ООПТ «Залесённый овраг у д. Власьево».

Заметно разнообразие непреднамеренно интродуцированных видов – ксенофитов, которые встречаются, главным образом, около жилья и на нарушенных участках. На ООПТ обнаружена *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. (колонофит), образующая прерывистую полосу шириной 0.5 м вдоль асфальтового шоссе, проходящего по территории ООПТ. К колонофитам отнесена и *Hippophaë rhamnoides* L. (2–3 особи). Единичные растения, обнаруженные вблизи турбазы на луговых опушках по обочине шоссе, занимают ограниченную площадь.

Распространение некоторых инвазионных и редких видов растений на территории памятника природы представлено на рис. 5.

Потенциально инвазионные виды. В памятнике природы также встречаются натурализовавшиеся таксоны, относящиеся к потенциально опасным видам (black-list) и проявляющие в Средней России тенденцию к расширению вторичного ареала [Виноградова и др., 2010]. Среди них – *Aronia mitschurinii* А.К. Skvortsov et Maitul. [Виноградова, Куikliна, 2014; Майоров и др., 2020]. Вероятно, арония проникла из местных дачных садов и пока представлена на ООПТ единично (2–5

особей), хотя в перспективе способна стать угрозой для естественного биоценоза. Спонтанная натурализация инвазионных популяций *A. mitschurinii* уже наблюдается в Польше [Celka, Szkudlarz, 2010] и странах Балтии [Priede, 2010].

В устье р. Гремячевка компактно произрастает ещё один кавказский вид окопника – *S. asperum* Lerech., в потенциале обладающий инвазионной активностью. В XX в. этот вид высаживали в садах и возделывали в качестве силосной культуры вне севооборота [Моисеев, Фролов, 1973].

Рядом с *Amelanchier × spicata* обнаружена разросшаяся куртина *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch. (площадью более 200 м²). Растения, очевидно, высаженные ранее при благоустройстве усадьбы, сейчас стелются по земле, изредка закрепляясь и приподнимаясь по низу стволов близлежащих деревьев.

На прилегающих к ООПТ участках найдена *Caragana arborescens* Lam., которая, как и натурализовавшийся *Parthenocissus inserta*, в Рязанской обл. отнесена к колонофитам [Палкина, 2011], хотя оба вида не включены в список инвазионных видов для Средней России [Виноградова и др., 2010].

Заключение

Анализ видового состава и истории появления чужеродных видов растений на территории памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» показывает, что многие из них имеют культурное происхождение, то есть в разное время были преднамеренно интродуцированы в качестве декоративных, пищевых и кормовых растений.

В результате обследования ООПТ выявлены 15 инвазионных видов, включённых в «Чёрную книгу флоры Средней России» [2010], и установлен их инвазионный статус: 8 видов относятся к эпекофитам, 6 являются колонофитами и только 1 – агрофит. Таким образом, по сравнению с регионами Средней России, у большинства инвазионных видов на ООПТ, за исключением *Heracleum sosnowskyi* (и отчасти *Sorbaria sorbifolia*), процесс натурализации замедлен. Вероятно, такая тенденция расселения инвазионных видов обусловлена невысокой их численностью в популяциях и естественной экологической устойчивостью фитоценоза, проявляющейся несмотря на антропогенное воздействие. Эти условия на ООПТ определяют инвазионный статус видов и влияют на степень сохранности видового разнообразия.

Из обнаруженных 15 инвазионных видов 8 – *Heracleum sosnowskyi*, *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Impatiens parviflora*, *Echinocystis lobata*, *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus* и *E. canadensis* – относятся к 100 наиболее опасным инвазионным видам на территории Российской Федерации [Самые опасные..., 2018]. В случае нарушения природоохранного режима ООПТ, вероятно, они способны к реализации усиления своего инвазионного потенциала.

Спутниковый мониторинг помог установить ориентировочный период инвазии *Heracleum sosnowskyi* на территорию памятника природы (2003 г.) и определить диапазон средних скоростей его распространения (0.1–0.48 га/год). Путём полевых исследований и фотоинтерпретации серии космических спутниковых изображений высокого пространственного разрешения создана репрезентативная выборка очагов произрастания

H. sosnowskyi, проведена автоматическая классификация спутниковых данных на территорию исследования за 2015, 2018, 2022 гг., что позволило доказать факт увеличения площади популяции инвазионного вида, который в данном случае проявляет себя как эдификатор. Экспансия *H. sosnowskyi* на исследуемой ООПТ приводит к локальному сокращению биоразнообразия, к частичному изменению структуры регионального растительного покрова и его физиономического облика. Этот вид повлиял на состав аборигенного компонента флоры, полностью вытеснив *Cystopteris fragilis*, *Matteuccia struthiopteris*, *Campanula trachelium* и *C. latifolia* и поставив под угрозу сохранение местообитаний редких видов – *Scrophularia umbrosa*, *Glyceria nemoralis* и *Epipactis helleborine*.

Максимальному влиянию чужеродных элементов подвергаются в основном пограничные зоны ООПТ, где были обнаружены такие потенциально опасные виды, как *Caragana arborescens*, *Aronia mitschurinii* и *Symphytum asperum*. В центральных частях памятника природы потенциально опасным является *Parthenocissus inserta*. Хотя эти виды и не включены в список инвазионных для Средней России, но негативно влияют на аборигенные популяции и могут начать активно расселяться, поэтому нуждаются в постоянном мониторинге.

Финансирование работы

А.Г. Куклина и А.Н. Швецов работали в рамках государственного задания ГБС РАН по теме: «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№ 122042600141-3). Н.А. Озерова проводила исследование при поддержке гранта РФ «Динамика ареалов самых опасных инвазионных видов на территории России при альтернативных сценариях глобального изменения климата, последствия будущих инвазий и оценка их воздействия на наземные и водные экосистемы» (проект № 21-14-00123). Авторы благодарны Минобрнауки за поддержку ЦКП «Гербарий ГБС РАН» (грант 075-15-2021-678).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимия СПбГУ, 2002. 240 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Арония Мичурина: от создания до натурализации. М.: ГЕОС, 2014. 137 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Костина М.А. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2022. 218 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Воеводин П.В., Сулова Е.Г., Кадетов Н.Г. ООПТ заокской части южного Подмосковья: биоразнообразие, проблемы и перспективы // Вестник Тульского государственного университета. Тула: Изд-во ТулГУ, 2019. С. 164–168.
- Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
- Геопортал Подмосковья. (Электронный ресурс // (<https://rgis.mosreg.ru/v3/#/map?bbox=38.78850,54.90263,38.81787,54.91408&layers=518&card=9233574551>). Проверено 25.06.2023.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heraclium sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 44–61.
- Закон Московской области от 27 августа 2018 года № 139/2018-03 «О внесении изменений в закон Московской области «О благоустройстве в Московской области». Часть 5. Статья 6.11: Надлежащее состояние и содержание территории. (Электронный ресурс // (<https://docs.cntd.ru/dokument/550970474>). Проверено 29.11.2022.
- Залесённый овраг у д. Власьево. (Электронный ресурс // (<http://www.zapoved.net/index.php/katalog/regiony-rossii/tsentralnyj-fo/moskovskaya-oblast/>). Проверено 29.11.2022.
- Иванова А.Н., Чижова В.П. Охраняемые природные территории: Учеб. пособие. М.: Географический факультет МГУ, 2010. 184 с.
- Красная книга Московской области. 3-е изд. М.: Верховье, 2018. 809 с.
- Кузовенко О.А., Рязанова Я.А., Прохоров Н.В. Особо охраняемая природная территория «Сестринские окаменелости» – перспективный эталонный полигон для дистанционного выявления ценных степных экосистем // Самарский научный вестник. 2023. Т. 12. № 1. С. 57–63. DOI:10.55355/snvn2023121109.
- Куклина А.Г. Жимолость, ирга. М.: Ниола-пресс, 2007. 204 с.
- Леонова В.А., Леонов Л.А. Современное состояние природных ландшафтов и древесной растительности заповедной зоны «Белый Колодец» в городе Зарайск Московской области // Лесной вестник. 2019. Т. 23. № 6. С. 20–28. DOI:10.18698/2542-1468-2019-6-20-28.
- Лихарева Т.С. Особенности развития экологического туризма на базе особо охраняемых природных территорий // Сервис в России и за рубежом. 2023. Т. 17. № 3 (105). С. 104–113. DOI:10.5281/zenodo.148701.
- Луцын Е.А., Прошин А.А., Бурцев М.А., Кашницкий А.В., Балашов И.В., Барталев С.А., Константинова А.М., Кобец Д.А., Мазуров А.А., Марченков В.В., Матвеев А.М., Радченко М.В., Сычугов И.Г., Толпин В.А., Уваров И.А. Опыт эксплуатации и развития центра коллективного пользования системами архивации, обработки и анализа спутниковых данных (ЦКП «ИКИ-Мониторинг») // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2019. Т. 16. № 3. С. 151–170. DOI: 10.21046/2070-7401-2019-16-3-151-170.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Чужеродная флора Московского региона. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2020. 576 с.
- Моисеев А.К., Фролов Ю.М. Окопник шершавый // Новые силосные растения и основные приёмы их выращивания. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1973. С. 40–49.
- Мышляков С.Г., Артёмова А.И. Картографирование мест произрастания борщевика Сосновского по космическим снимкам Sentinel 2 (компания «Совзонд») // Пятнадцатая Всероссийская открытая конференция «Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса», 13–17 ноября 2017 г. М.: ИКИ РАН, 2017. С. 380.
- Никитин А.О. Две жизни С.Д. Ржевского // Рязанская старина. Рязань, 2013. С. 144–268.
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Полевая практика по общей экологии в дистанционном режиме: Учебно-методическое пособие для студентов экологических специальностей. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2022. 104 с.
- Озерова Н.А., Куклина А.Г. Естественно-исторический мониторинг памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» (Московская область, городской округ Луховицы) // Геология, геоэкология, эволюционная география: коллективная монография. СПб.: Изд-во РГПУ им. А.И. Герцена, 2019. Т. 18. С. 262–266.
- Озерова Н.А., Куклина А.Г., Гуров А.Ф. Региональная флористическая трансформация на севере Зарайского района Московской области в связи с антропогенным влиянием // Социально-экологические технологии. 2021. Т. 11. № 1. С. 9–31. DOI:10.31862/2500-2961-2021-11-1-9-31

- Озерова Н.А., Швецов А.Н., Куклина А.Г. Флористическое исследование памятника природы «Залесённый овраг у д. Власьево» в Московской области // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2023. Т. 17 (2). С. 88–105. DOI:10.24412/2072-8816-2023-17-2-88-105.
- Палкина Т.А. Инвазионные растения во флоре Рязанской области // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2011. № 3 (98). Вып. 14 (1). С. 299–303.
- Письмаркина Е.В. Материалы к флоре особо охраняемых природных территорий Пензенской области: памятник природы «Урочище Чердак» // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2016. Т. 10. № 3. С. 39–45.
- Рыжиков Д.М. Метод обработки мультиспектральных спутниковых данных для решения задачи контроля зон произрастания борщевика Сосновского // Информационно-управляющие системы. 2017. № 6 (91). С. 43–50. DOI: 10.15217/issn1684-8853.2017.6.43.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Тихомиров В.Н. Отчёт по теме «Кадастр ботанических объектов, нуждающихся в охране на территории Московской области» (рукопись). М.: ГБС РАН, 1978. 391 с.
- Харкевич С.С., Некрасова Л.Ф., Токарь Н.А., Верный Н.М. Борщевик Сосновского – высокоурожайное кормовое растение. Киев: Наукова думка, 1964. 36 с.
- Breiman L. Random Forests // Mach. Learn. 2001. Vol. 45. P. 5–32.
- Celka Z., Szkudlarz P. Spontaneous occurrence and dispersion of *Aronia × prunifolia* (Marshall) Rehder (Rosaceae) in Poland on the example of the 'Banga' Bog complex near chlebowo (Western Poland) // Acta Soc. Bot. Poloniae. 2010. Vol. 79. No. 1. P. 37–42.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Malyshev R.V., Zakhochiy I.G., Tishin D.V., Kharevsky A.A., Solod E.G., Shaikina M.N., Popova I.P., Polyudchenkov I.I., Tagunova P.A., Lyazev A.V., Belyaeva A.V. Laboratory and field assessment of the frost resistance of Sosnowsky's hogweed // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11 (1). P. 9–20. DOI:10.1134/S2075111720010026.
- Google Earth: Google Планета Земля (Электронный ресурс) // (<https://www.google.ru/intl/ru/earth/versions/>). Проверено 25.06.2023.
- Kostina M.V., Yasinskaya O.I., Barabanshchikova N.S., Orlyuk F.A. Toward a issue of box elder invasion into the forests around Moscow // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7 (1). P. 47–51. DOI: 10.1134/S2075111716010069.
- Krivosheina M.G., Ozerova N.A. Introduction of Sosnowsky's hogweed as a cause of landscape transformation // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2019. Vol. 350. P. 012013. DOI:10.1088/1755-1315/350/1/012013.
- Krivosheina M.G., Ozerova N.A., Petrosyan V.G. Distribution of seeds of the giant hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) in the winter period // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11 (4). P. 318–325. DOI:10.1134/S2075111720040049
- Kuklina A.G. Naturalization of *Amelanchier* Species from North America in a Secondary Habitat // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. Vol. 2 (2–3). P. 103–107. DOI:10.1134/S2075111711020056.
- Kuklina A.G., Kuznetsova O.I., Schanzer I.A. Molecular Genetic Study of Invasive Shadberry Species (*Amelanchier* Medik.) // Russian Journal of Biological Invasions. 2018. Vol. 9 (2). P. 134–142. DOI:10.1134/S2075111718020066.
- Kuklina A.G., Ozerova N.A. Formation of invasive populations of *Impatiens* L. in the Moscow region (Central Russia) // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2022. P. 012050. DOI: 10.1088/1755-1315/1010/1/012050.
- Kymmel N. Weihnachts- und Lager Kataloge. Riga, 1907. 56 s.
- Lesiv M., See L., Laso Bayas J.C., Sturn T., Schepaschenko D., Karner M., Moorthy I., McCallum I., Fritz S. Characterizing the Spatial and Temporal Availability of Very High Resolution Satellite Imagery in Google Earth and Microsoft Bing Maps as a Source of Reference Data. Land. 2018. Vol. 7 (4). P. 118. DOI:10.3390/land7040118.
- Loupian E.A., Bourtsev M.A., Proshin A.A., Kashnitskii A.V., Balashov I.V., Bartalev S.A., Konstantinova A.M., Kobets D.A., Radchenko M.V., Tolpin V.A., Uvarov I.A. Usage Experience and Capabilities of the VEGA-Science System (URL: <http://sci-vega.ru/>) // Remote Sensing. 2022. Vol. 14. No. 1. Art. No. 77. DOI:10.3390/rs14010077.
- Ozerova N.A., Shirokova V.A., Krivosheina M.G., Petrosyan V.G. The spatial distribution of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) in the valleys of big and medium rivers of the east European plain (on materials of field studies 2008–2016) // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8 (4). P. 327–346. DOI:10.1134/S2075111717040075.
- Priede A. Factors determining the distribution of *Aronia prunifolia*, an emerging invasive plant species in Latvia // Acta Bot. Univ. Daugavp. Suppl. 2010. Vol. 2. P. 49–59.
- Richardson D.M., Pysek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // Progress in Physical Geography. 2006. Vol. 30. No. 3. P. 409–431. DOI:10.1191/0309133306pp490pr.
- Spies T.A., Barnes B.V. A Morphological Analysis of *Populus alba*, *P. gran-didentata* and their Natural Hybrids in Southeastern Michigan // Silvae Genetica. 1981. Vol. 30. No. 2–3. P. 102–106.
- Tomaszewski D. *Sorbaria* species cultivated in Poland // Dendrology. 2001. Vol. 46. P. 59–64.
- Tovstik E.V., Adamovich T.A., Rutman V.V., Kantor G.Ya., Ashikhmina T.Ya. Identification of the thickets of *Heracleum sosnowskyi* using Earth remote sensing data // Теоретическая и прикладная экология. 2018. № 2. С. 35–37. DOI: 10.25750/1995-4301-2018-2-035-037.
- Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Rafikova O.S., Lipikhina Y.A., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Yakovleva A.V. Shading and light interception in thickets of invasive *Acer negundo* and *Sorbaria sorbifolia* // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13 (1). P. 22–31. DOI: 10.1134/S2075111722010155.
- Visockienė S.J., Tumelienė E., Maliene V. Identification of *Heracleum sosnowskyi* – Invaded Land Using Earth Remote Sensing Data // Sustainability. 2020. Vol. 12. No. 3. P. 759. DOI:10.3390/su12030759.

TRENDS IN THE SETTLEMENT OF INVASIVE PLANT SPECIES ON THE TERRITORY OF THE NATURE MONUMENT «FORESTED RAVINE NEAR THE VILLAGE OF VLASIEVO» (MOSCOW REGION)

©2023 Kuklina A.G.^{a, *}, Ozerova N.A.^{b, **}, Shvetsov A.N.^{a, ***},
Shaykina M.V.^{a, ****}, Yolkina E.S.^{c, *****}

^a FBGUN «Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences», Moscow, 127276, Russia

^b FBGUN «S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences», Moscow, 125315, Russia

^c FBGUN «Institute of Space Research of the Russian Academy of Sciences», Moscow, 117997, Russia
e-mail: *alla_gbsad@mail.ru; **ozeroва-nad@yandex.ru; ***floramoscov@mail.ru; **** mshajk@yandex.ru;
***** e-yolkina@yandex.ru

The issue of biodiversity conservation is of great importance. Plant species under threat of extinction are being studied especially carefully, and the cases of degradation of phytocenoses are being investigated. Invasive flora needs to be assessed in nature conservation areas. One of the reasons for the loss of unique natural ecosystems is the invasion of alien organisms, which explains the relevance of the study. The main purpose of this publication is to study the spread of invasive plant species on the territory of the nature monument «Forested Ravine near the village of Vlasievo» in the Moscow region. During the field routes in 2017–2022, various biotopes were examined on an area of about 98 hectares. The invasive flora includes 15 species, among which *Heracleum sosnowskyi* is the most active. Assessment of the degree of naturalization of invasive species in protected areas showed that in most species this process is slower than on average in the Moscow region, the neighboring Ryazan region and in general in Central Russia. Probably, this trend is due to a weak degree of anthropogenic disturbance of the territory and a low number of alien individuals. At the same time, the expansion of *H. sosnowskyi* was noted in the protected areas, leading to a partial change in the vegetation cover and the composition of the native flora, including rare and protected species. Satellite monitoring made it possible to determine the approximate period of introduction of *H. sosnowskyi* and to estimate the rate of its spread across protected areas. The identified alien taxa, namely *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Impatiens parviflora*, *Echinocystis lobata*, *Bidens frondosa*, *Erigeron annuus* and *E. canadensis* are among the 100 most dangerous invasive species on the territory of the Russian Federation, which are capable of increasing the invasive potential in the case of violations of environmental regime of protected areas.

Keywords: invasive plant species, satellite monitoring, naturalization, nature monument, Moscow region.

ЗОЛОТОПОЛОСЫЙ СИГАН *SIGANUS RIVULATUS* (SIGANIDAE) – НОВЫЙ ВИД-ВСЕЛЕНЕЦ В ЧЁРНОМ МОРЕ

©2023 Мальцев В.И.^{a, b}, Кулиш А.В.^{a, b, *}, Белецкая М.А.^{a, b}

^a Карадагская научная станция – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей РАН, пос. Курортное, 298188, Феодосия, Республика Крым, Россия

^b Керченский государственный морской технологический университет – КГМТУ, Керчь, 298309, Республика Крым, Россия
e-mail: *andreykulish1972@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.2022. После доработки 20.09.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Пойманная 10 ноября 2020 г. в акватории бухты Двужорная (у берегов Юго-Восточного Крыма) особь нового для Чёрного моря вида рыб – золотополосого сига *Siganus rivulatus* Forsskål & Niebuhr, 1775 имеет общую длину тела 124.2 мм при его высоте 35.7 мм. Возраст рыбы – двухлетка. Приводится подробное описание морфологии основных элементов тела рыбы, а также её зубов. Прослежен путь расселения данного вида из своего нативного ареала (западная часть Индийского океана) в Средиземное и Чёрное моря. Обсуждено потенциальное место данного вида в экосистеме Чёрного моря.

Ключевые слова: *Siganus rivulatus*, золотополосый сиган, Чёрное море, Юго-Восточный Крым, инвазия, морфология, адаптация.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-86-96

Введение

Золотополосый сиган *Siganus rivulatus* Forsskål & Niebuhr, 1775 – вид рыб, нативный ареал которого охватывает прибрежные воды западной части Индийского океана у берегов Африки от территориальных вод Сомали на севере до ЮАР на юге, включая Красное море и акватории Мадагаскара, Коморских и Сейшельских островов [WoRMS]. Обитает на небольших глубинах, предпочитает участки дна с плотным песчаным и каменистым грунтом, а также скальными выходами, покрытыми растительностью [Otero et al., 2013]. Держится большими группами. Фитофаг, питается преимущественно зелёными и красными водорослями, а также морскими травами [Otero et al., 2013].

В 1927 г. золотополосый сиган впервые был обнаружен в Средиземном море у берегов Палестины [Steinitz, 1927], проникнув в него через Суэцкий канал, тем самым пополнив список «Лессепсианских» мигрантов в данном бассейне. Натурализовавшись, *S. rivulatus* к началу текущего столетия образовал многочисленные жилые популяции по всей восточной части Средиземного моря – у берегов Турции, Кипра, Сирии, Ливана, Изра-

иля, Египта и Ливии [Golani, 1998]. Распространился на запад до берегов Туниса [Ktari F., Ktari M., 1974; Rafrafi-Nouira et al., 2012] и о. Сицилия [Insacco, Zava, 2016], на север в Эгейское море [Papaconstantinou, 1990; Bilecenoglu, Kaya, 2002] и в юго-восточной части Адриатического моря [Dulčić, Pallaoro, 2004]. В 2010 г. был отмечен в Измирском заливе Эгейского моря [Gurbet, Kara, 2013], а в 2019 г. в Измитском заливе Мраморного моря [Karakulak et al., 2020].

В конце 2020 г. на мелководье черноморского побережья Юго-Восточного Крыма был пойман один экземпляр *S. rivulatus*, – это первый случай обнаружения данного вида в Чёрном море, о чём нами было опубликовано соответствующее краткое сообщение [Maltsev et al., 2022]. В сообщении, в частности, дано описание диагностических морфологических признаков, на основании которых можно с уверенностью судить о видовой принадлежности пойманного экземпляра. Вместе с тем, малый объём публикации, что является требованием, предъявляемым к кратким сообщениям, не позволил нам представить подробную информацию о морфологических особенностях пойманного экземпляра, а учи-

тая, что подробные описания в научной литературе практически не встречаются, нам представляется важным привести его в данной статье. Это и стало целью нашей работы.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужила одна особь золотополового сига, пойманная 10 ноября 2020 г. ставным неводом, установленным на расстоянии 160–170 м от берега в западной части бухты Двужорная у мыса Киик-Атлама (рис. 1), на участке с координатами 44°57'27" с. ш., 035°22'45" в. д., около пгт. Орджоникидзе (г. Феодосия, Крым). Глубина в месте поимки 12 м, дно песчаное, с редкими камнями, покрытыми макроводорослями. В улове невода доминировали луфарь *Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766) и ставрида *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868).

На месте лова рыба была зафиксирована в 10%-м растворе формальдегида, после чего все работы по её обработке и описанию выполнялись в лаборатории. При определении видовой принадлежности особи использовались диагностические ключи опубликованные David J. Woodland в 1990 г. [Woodland, 1990]. Измерения выполнялись по общепринятой методике (по И.Ф. Правдину [1966]).

Результаты

Данное сообщение освещает первое обнаружение, не только для акватории у берегов юго-восточного Крыма, но и в целом для Чёрного моря, нового вида рыб – золотополового сига *S. rivulatus* Forsskål & Niebuhr, 1775 (Siganidae).

Описание и измерения. Пойманный экземпляр (рис. 2) имеет длину общую (*TL*) – 124.2 мм, длину стандартную (*SL*) – 105.0 мм и массу 22.8 г.

К сожалению, прижизненная окраска не может быть описана, так как особь *S. rivulatus* сразу после вылова была зафиксирована в растворе формальдегида, а её морфологическое обследование было выполнено в лаборатории спустя несколько дней.

При микроскопии кожных покровов установлено, что всё тело рыбы покрыто многочисленными, хорошо выраженными крупными звёздчатыми хроматофорами чёрного цвета. Спина грязно-жёлтая, брюхо светло-серое, бока серые. По бокам выделяются продольные полосы жёлтого цвета, на левом боку – 8, на правом – 6. По телу располагаются пять вертикальных тёмных, прерывистых полос – первая на уровне вертикали каудального края жаберной крышки, последняя на уровне каудальной части спинного и



Рис. 1. Место поимки *Siganus rivulatus* в Двужорной бухте, Крым, Чёрное море.

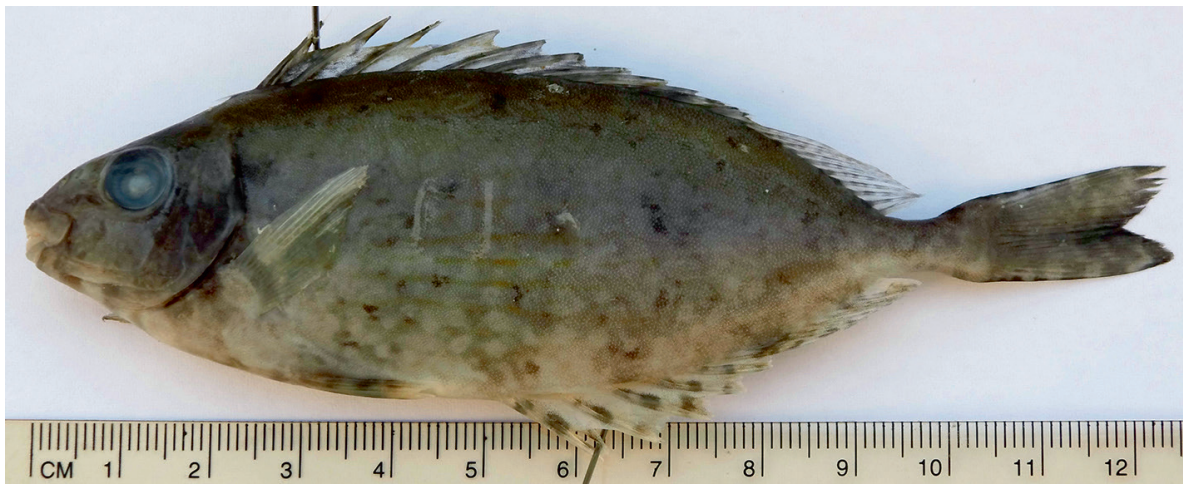


Рис. 2. Золотополосый сиган *Siganus rivulatus*, TL 124.2 мм, Чёрное море, побережье Юго-Восточного Крыма, 10 ноября 2020 г.

анального плавников. Все плавники, кроме грудных, имеют тёмные пятна, обычно образующие поперечные полосы.

Форма тела веретеновидная (по Г.В. Никольскому [1974]), сильно сжатая в сагиттальной плоскости (с боков). Корпус тела в сагиттальной плоскости имеет форму правильного эллипса с соотношением его большего (L_c – длина тела без хвостового стебля с плавником) и меньшего (H_c – наибольшая высота тела) диаметров, составляющим 1 : 2.59 (L_c – 92.6 мм, H_c – 35.7 мм).

Голова относительно короткая (25.7 мм), составляет 27.75% длины туловища и 20.69% общей длины тела (TL – 124.2 мм).

Глаза большие, d горизонтальное – 7.4 мм, что составляет 28.79% длины головы, закрыты веком, пигментированным на 1/7 высоты его дорсальной части чёрными хроматофорами (рис. 3b). Глаза расположены почти посредине длины головы (длина предглазничного

отдела – 9 мм, заглазничного – 7 мм), выше уровня фронтальной плоскости. Ноздри открываются отверстиями на вентральной стороне головы, расположены на 1/2 длины расстояния между концом рыла и вертикалью краниального края глаз. Каждая ноздря открывается двумя отверстиями, расположенными на расстоянии 2.6 мм друг от друга. Отверстия ноздрей имеют овальную форму с заострёнными краями по большому его диаметру (D_{max} 1.7–1.9 мм). От переднего отверстия ноздри в каудальном направлении располагается кожистый вырост треугольной формы, суживающийся к своей апикальной части. Длина выроста в расправленном состоянии равна 3.0 мм. Базальная часть выроста охватывает отверстие ноздри по всей его окружности. Его апикальная часть достигает середины заднего отверстия ноздри.

Рот конечный, губы хорошо выраженные, широкие и мясистые (рис. 3a). Зубы на че-

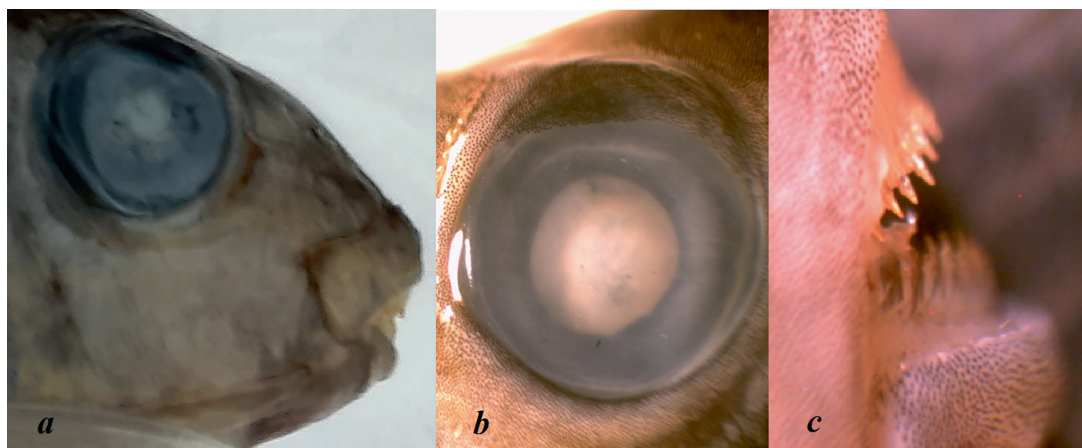


Рис. 3. Голова *Siganus rivulatus*: a – внешний вид, b – глаз, c – зубы.

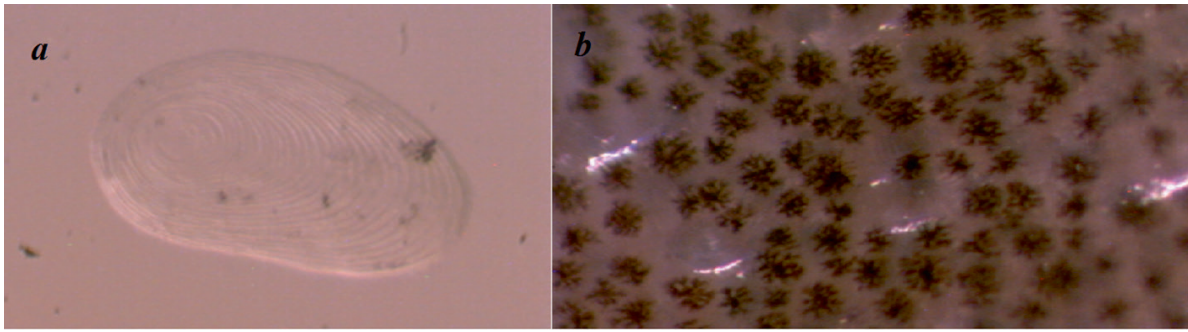


Рис. 4. Чешуя *Siganus rivulatus*: *a* – внешний вид, *b* – её локализация на теле рыбы (фото жаберной крышки).

люстях многочисленные, образуют полные ряды на верхних и нижних челюстных костях висцеральной части скелета головы (рис. 3с). Зубы крупные, режущего типа. Их размеры, как в верхнем и нижнем рядах, так и внутри каждого из них, относительно одинаковые ($N = 0.8-1.1$ мм). При этом, отмечена тенденция к незначительному уменьшению их длины от латеральной к срединной части ряда. Зубы сложно устроены, имеют двухвершинный вид, с разной высотой каждой из них. Так, высота малой вершины зубов составляла 50–62% высоты большей её вершины. Ориентация зубов по расположению большей вершины в рядах неодинакова. В нижнем ряду большая вершина зубов ориентирована в сторону сагиттальной плоскости тела, в верхнем ориентация вершин зубов обратная, и к срединной части ряда направлены меньшие вершины. При смыкании верхней и нижней челюстей большая вершина зуба верхнего ряда входит в выемку, образованную меньшей вершиной нижнего ряда, тем самым обеспечивая их плотное соприкосновение. Коническая часть большей вершины зубов с медиальной (внутренней) её стороны имеет незначительную зазубренность. Зубы в рядах имеют незначительный наклон внутрь рта, визуально больший в нижней челюсти.

Покровы тела гладкие. Тело рыбы полностью покрыто очень мелкой циклоидной чешуёй эллипсовидной формы (рис. 4). Размеры чешуи, расположенной в разных частях тела, различны. Наиболее крупная чешуя в дорсальной части тела под серединой спинного плавника в среднем имеет следующие значения диаметров – 0.656 мм (D_{max}) и 0.312 мм (D_{min}), чешуя в брюшной части и на хвостовом стебле имеет размеры – 0.443

мм (D_{max}) и 0.211 мм (D_{min}). Индекс формы чешуи (D_{max}/D_{min}) во всех случаях равен 2.1. Чешуя далеко заходит на базальную часть лучей грудных (в дорсальной области), и в особенности хвостового плавников (до $\frac{1}{4}$ его длины). Жаберные крышки покрыты чешуёй, её ряды заходят за краниальную часть глаза: в дорсальной части незначительно, в вентральной практически до конца рыла. По вентральному и дорсальному краю головы в сагиттальной плоскости, а также на губах, чешуи нет. Каудальная часть жаберных крышек не вооружена и имеет один вырост, ориентированный во фронтальной плоскости по середине высоты головы. Правая жаберная крышка имеет морфологические отклонения в развитии (изменённая форма каудального края, появление вертикального гребня).

В затылочной части головы перед вертикалью её каудального края есть заметная выемка, в горловой части за вертикалью дорсального края жаберной крышки – выраженная костно-хрящевая выпуклость. На горле до начала брюшных плавников признаков кия нет.

По вентральной стороне тела между брюшным и анальным плавниками имеется хорошо выраженный свободный от чешуи киль.

Боковая линия (*l.l.*) не определяется.

В таблице 1 представлены данные о пластических признаках пойманного экземпляра *Siganus rivulatus*:

Грудные плавники (*p.p.*) сравнительно небольшие ($L_{p.p.} = 15.8$ мм), их длина составляет 17.06% длины корпуса и 12.72% общей длины тела. Наибольшую длину имеет четвёртый луч, длина каждого последующего луча уменьшается. Форма грудных плавников близка к прямоугольно-трапециевидной.

Таблица 1. Пластические показатели исследованного экземпляра *Siganus rivulatus*

№ п/п	Пластические показатели частей тела исследованного экземпляра	мм	% SL
1	Наибольшая высота тела	36.3	34.6
2	Высота хвостового стебля в средней части	5.0	4.8
3	Длина хвостового стебля	5.9	5.6
4	Антедорсальное расстояние	27.8	26.5
5	Постдорсальное расстояние	12.8	12.2
6	Антевентральное расстояние	33.9	32.3
7	Антеанальное расстояние	55.3	52.7
8	Пектоцентрального расстояние	13.5	12.9
9	Вентроанальное расстояние	23.3	22.2
10	Высота передней жёсткой части спинного плавника (длина самого длинного луча)	12.2	11.6
11	Длина основания жёсткой части спинного плавника	50.7	48.3
12	Высота задней мягкой части спинного плавника (длина самого длинного луча)	10.0	9.5
13	Длина основания мягкой части спинного плавника	18.4	17.5
14	Длина основания спинного плавника	69.1	65.8
15	Длина грудного плавника	15.8	15.0
16	Длина брюшного плавника	16.6	15.8
17	Высота передней жёсткой части анального плавника (длина самого длинного луча)	12.7	12.1
18	Длина основания жёсткой части анального плавника	22.8	21.7
19	Высота задней мягкой части анального плавника (длина самого длинного луча)	4.7	4.5
20	Длина основания мягкой части анального плавника	19.0	18.1
21	Длина основания анального плавника	41.8	39.8
22	Длина хвостового плавника	24.7	23.5
23	Длина головы (с)	25.7	24.5
	Пластические показатели частей головы исследованного экземпляра	мм	% от с
24	Высота головы на уровне предкрышки	21.5	83.7
25	Длина рыла	11.2	43.6
26	Длина верхней челюсти	6.6	25.7
27	Длина нижней челюсти	8.9	34.6
28	Горизонтальный диаметр глаза	7.4	28.8
29	Заглазничное расстояние	7.0	27.2
30	Предглазничное расстояние	9.1	35.4
31	Межглазничное расстояние	7.6	29.6
32	Высота верхнечелюстной кости	3.8	14.8
33	Длина верхнечелюстной кости	6.3	24.5

Основание плавника (шириной 6.6 мм) располагается в верхней части нижней трети высоты тела на уровне вертикали каудального края жаберной крышки. В грудном плавнике все лучи мягкие, неветвистые. Формула грудных плавников: 16 – 15 (левый и правый плавники).

Брюшные плавники (р.ч.) небольшие (Lр.ч. – 16.6 мм), их длина составляет 17.92% длины корпуса и 13.36% общей длины тела. Основания плавников (шириной 2.2 мм) приближены к вертикали основания грудных плавников, располагаясь каудальнее от неё на расстоянии 4.8 мм. Длина первого и последнего лучей плав-

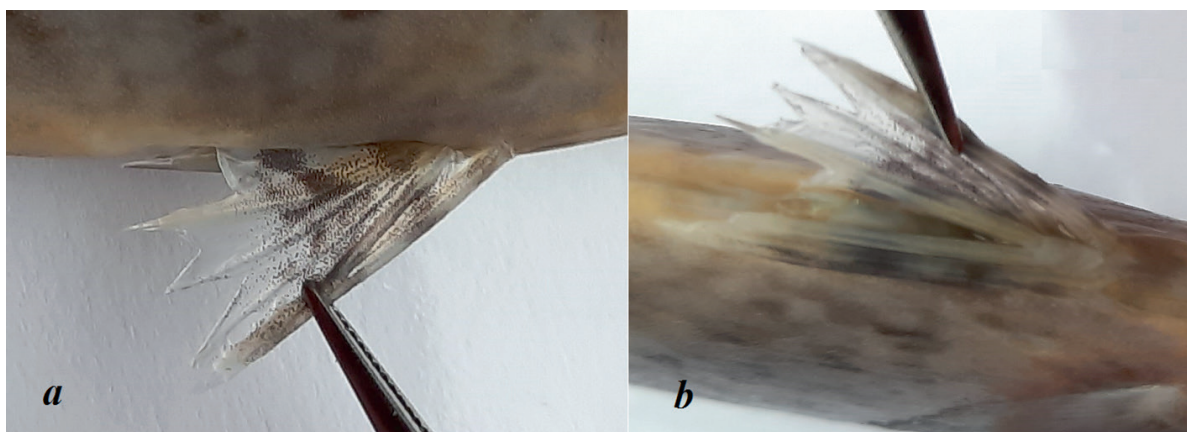


Рис. 5. Брюшные плавники *Siganus rivulatus*: *a* – правый плавник (вид сбоку), *b* – вид с вентральной стороны.

ника равна, несколько бóльшую длину имеют средние лучи. Форма брюшных плавников веерообразная (рис. 5а). Последний луч брюшных плавников имеет перепонку, сросшуюся по всей своей длине с телом рыбы (костями основания плавников) (рис. 5а). Последние лучи брюшных плавников у своего основания сросшиеся (рис. 5б). При расправлении плавники, за счёт выпуклого расположения оснований первого и последнего лучей, приобретают желобообразный вид. Брюшные плавники имеют по пять лучей, причём первый и последний из них простые жёсткие (колючие), а внутренние – мягкие неветвистые (V I 3 I).

Спинной плавник (*p.d.*) очень длинный, занимает всю длину дорсальной части тела между головой и хвостовым стеблем, его основание (69.1 мм) составляет 55.64% общей длины тела рыбы. В краниальной части плавника имеется одна колючка длиной 3.5 мм, направленная горизонтально вдоль тела в сторону головы. Плавник имеет две соединённых между собой части: первую – из жёстких колючих и вторую – из мягких неветвистых лучей. Первая его жёсткая часть имеет бóльшую длину (50.7 мм) основания спинного плавника, составляя 73.37% его общей длины. Спинной плавник относительно высокий, высота его жёсткой и мягкой частей по их длине изменяется незначительно с тенденцией к уменьшению в каудальном направлении. Так, средняя высота лучей в первой его части составляет 12.2 мм, в мягкой – 10.0 мм, что соответствует 34.17 % и 28.01% максимальной высоты тела рыбы. Формула спинного плавника имеет вид – I XIII 10.

Анальный плавник (*p.a.*) имеет большую длину, его основание (41.8 мм) составляет 45.14% длины туловища и 33.65% общей длины тела. Состоит из двух соединённых между собой частей – с жёсткими колючими лучами и с мягкими ветвистыми. Длина основания его жёсткой части (22.8 мм, или 54.54% общей длины основания всего плавника) практически равна основанию мягкой. Высота плавника имеет максимальное значение у второго луча (12.7 мм), плавно снижается к его концу (4.7 мм). Формула анального плавника имеет вид – VI 11.

Хвостовой стебель короткий, имеет длину 5.9 мм, что составляет 4.7% общей длины тела и 6.4% длины её корпуса, при высоте в средней части 5.0 мм. Признаков латеральных или сагиттальных килей на хвостовом стебле не обнаружено.

Хвостовой плавник (*p.c.*) длиной 24.7 мм, гомоцеркальный, с глубокой выемкой (5,4 мм), составляющей 21.86% общей длины плавника. Латеральные лучи хвостового плавника далеко заходят на хвостовой стебель, образуя у основания плавника обширную, покрытую чешуей зону вытянутой полуэллипсовидной формы. Хвостовой плавник имеет неравное число лучей в его лопастях – 14 в дорсальной и 12 в вентральной его части.

При определении возраста по структуре годичных колец на чешуе установлено, что пойманная особь является двухлеткой (рис. 4а).

Описанный экземпляр *S. rivulatus* хранится в лаборатории биохимии и физиологии гидробионтов Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН.

Обсуждение

За последние два десятилетия видовой состав ихтиофауны Чёрного моря пополнился 25 видами чужеродных морских рыб (по [Болтачев, Карпова, 2014]), «...из которых 16 зарегистрированы впервые, и ещё 9, ранее известные по поимке единичных экземпляров, преимущественно у южных берегов, обнаружены в новых участках прибрежной зоны моря». Бассейном-донором инвазивных видов, проникающих в Чёрное море, является Средиземное с его многочисленными заливами-морями, что безусловно свидетельствует о прогрессирующей медитерранизации Чёрного моря. При этом 5 видов, появившихся здесь в последнее время, имеют Тихо- и Индоокеанское происхождение [Болтачев, Карпова, 2014]. Таким образом, отмеченное нами проникновение золотополосого сига в Чёрное море является продолжением сложившегося ранее процесса распространения в бассейне не только средиземноморских видов, но и видов – выходцев из Индийского океана. Предпосылками для вселения золотополосого сига в Черноморский бассейн является высокая экологическая пластичность, а также в целом значительный адаптационный потенциал вида.

Несмотря на имеющиеся различия в условиях Красного и Средиземного морей, популяции *S. rivulatus* имеют высокую численность в водах у берегов Леванты и широко распространены вплоть до северной части Эгейского моря [Bilecenoglu, 2010]. В восточной части Средиземного моря у берегов Анталии (Турция) сиганы достигают длины (*TL*) 20.6 см и массы 128.7 г [Bilecenoglu, Кауа, 2002]. В странах восточного и центрального Средиземноморья золотополосый сиган стал обычным промысловым видом, объектом любительского рыболовства и аквакультуры [Ozturk, 2010]. Так, на востоке ливийского побережья доля этого вида может достигать 25.8% общего улова [Shakman, Kinzelbach, 2007], что больше доли любого другого вида в ловах этого промыслового района, и у берегов Эгейского моря *S. rivulatus* также составляет значительную часть как коммерческих уловов, так и добычи рыбаков-любителей [Bilecenoglu, 2010]. В настоящее время *S.*

rivulatus имеет широкое распространение и высокую численность по всей восточной и центральной части Средиземноморского бассейна [Oral, 2010; Zenetos et al., 2010; Otero et al., 2013] и обитает в различных условиях среды, являясь одним из самых успешных из лессепсианских вселенцев [Lundberg, Golani, 1995].

Наиболее близким районом к Чёрному морю, где существование сига научно доказано, является Измитский залив Мраморного моря [Karakulak et al., 2020]. При этом сведений о находках сига в Чёрном море до 2020 г. не было.

До недавнего времени не было оснований считать Чёрное море водным объектом, пригодным для существования золотополосого сига, так как температурный режим и минерализация черноморских вод находятся далеко от оптимума этого вида [САВІ, 2020]. Поимка сига в Измитском заливе Мраморного моря на границе водных масс – верхней, с черноморской солёностью (18‰), и нижней, со средиземноморской солёностью (до 38.5‰), а также в Чёрном море, свидетельствует о большей, чем считалось ранее, эврибионтности данного вида.

Учитывая имеющиеся литературные данные, хроно-географический путь проникновения *S. rivulatus* в Черноморский бассейн может быть реконструирован следующим образом (рис. 6).

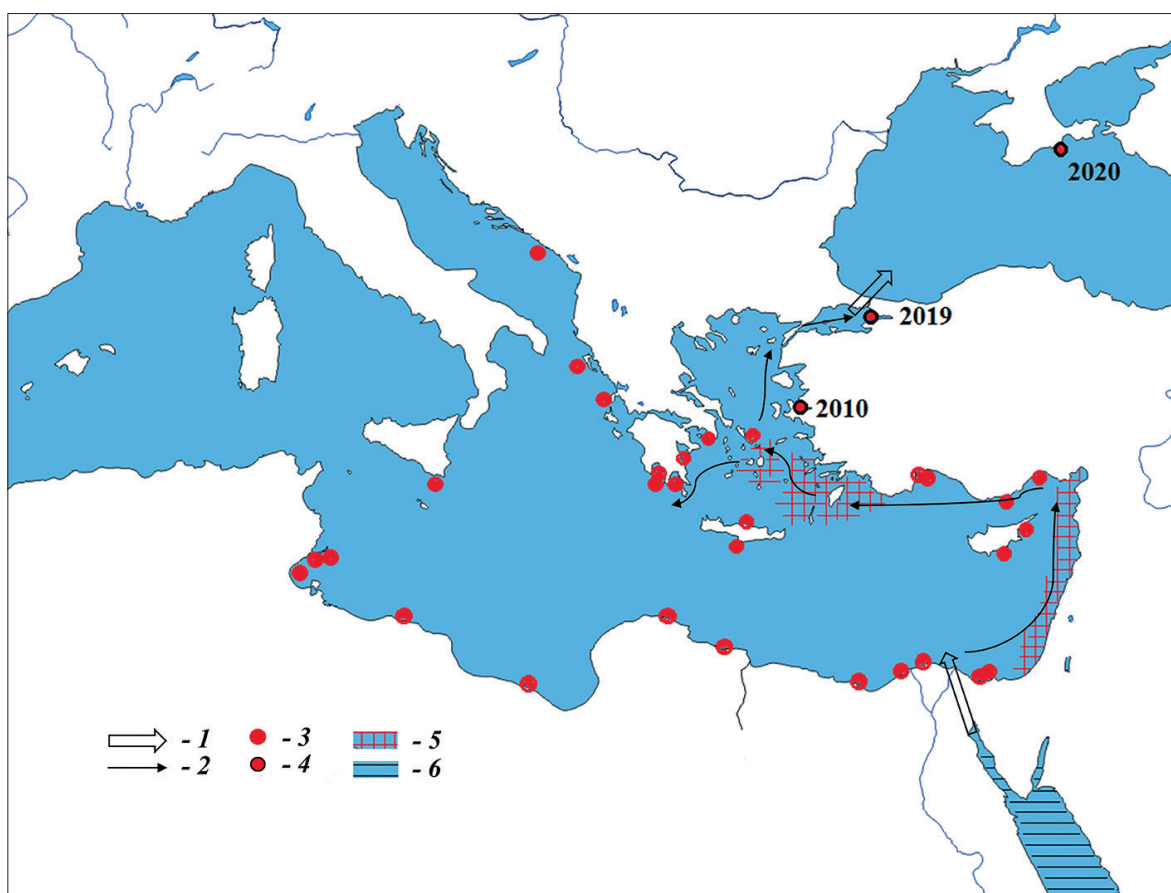


Рис. 6. Распространение *Siganus rivulatus* в Средиземноморском бассейне: 1 – направления инвазии вида в Средиземное и Чёрное моря; 2 – возможные пути распространения в Средиземном море; 3–4 – места регистрации вида; 4 – места поимки особей *S. rivulatus* перед его проникновением в Чёрное море (2010 – [Gurbet, Kara, 2013]; 2019 – [Karakulak et al., 2020]) и в самом Чёрном море у берегов Юго-Восточного Крыма (2020 – данные авторов); 5 – районы с высокой численностью популяций сига́на; 6 – нативный ареал *S. rivulatus* (водоём-донор).

В литературе отсутствует подробное описание морфологического строения тела золотополосого сига́на, обитающего в различных частях своего ареала. В связи с чем пойманный в Чёрном море экземпляр *S. rivulatus* может быть сравнен лишь по формуле лучей в плавниках (табл. 2.).

В связи с необходимостью сохранения коллекционного состояния пойманного экземпляра *S. rivulatus* (невозможностью его анатомического вскрытия) его половая принадлежность, а также степень зрелости его гонад не определялись. Вопрос о возможности созревания и нереста данного вида в

Таблица 2. Количество лучей в плавниках *Siganus rivulatus*, обитающих в разных частях своего современного ареала

Плавники	Водные объекты						
	Чёрное море (наши данные)	Мраморное море [Karakulak et al., 2020]	Эгейское море [Gurbet, Kara, 2013]	Средиземное море [Shakman, et al., 2008]	Красное море [Abdelhak et al., 2020]	Адриатическое море [Dulčić, Pallaoro, 2004]	[FAO species identification sheets]
<i>D</i>	I XIII 10	XIII 10	XIV 10	XIV 10	XIV 10	XIII–XIV 10	XIII 10
<i>A</i>	VI 11	VII 9	VII 9	VII 8–10	VII 8–10	VII 9	VII 9
<i>P</i>	16 – 15	–	–	–	15–16	16–17	–
<i>V</i>	I 3 I	I 3 I	I 3 I	I 3 I	I 3 I	I 3 I	I 3 I
<i>C</i>	26	–	–	–	–	–	–

условиях Чёрного моря остаётся открытым. Исходя из имеющихся сведений о длине и массе экземпляра *S. rivulatus* из Чёрного моря ($TL - 124.2$ мм; $m - 22.8$ г), следует предположить, что данная особь является ювенильной, так как половая зрелость в нативном ареале (Красное море) у особей данного вида наступает при длине 14–16 см и массе 107 г [Hashem, 1983].

Существенная разница в соотношении длины тела рыб к их массе для впервые созревающих особей в Красном море по сравнению с экземпляром из Чёрного моря может объясняться не только разными сроками созревания, но и изменением характера сезонных размерно-весовых приростов в регионе с иными, чем в водоёме-доноре, условиями обитания.

S. rivulatus является исключительно растительноядным видом. В средиземноморских прибрежных биотопах он употребляет в пищу водоросли-макрофиты, представляющие довольно широкий спектр видов и надвидовых таксонов [Lundberg, Golani, 1995; Lundberg et al., 2004; Bariche, 2006; Abdulghani, 2017]. Среди пищевых предпочтений данного вида сига́на есть ряд видов (*Cystoseira* spp., *Padina pavonica*, *Polysiphonia* spp., *Ulva* spp. и др.), являющихся массовыми для черноморской сублиторали [Костенко и др., 2018]. В случае, если данный вид адаптируется к условиям среды в Чёрном море и станет достаточно многочисленным, как, например, в Эгейском, есть опасность деградации прибрежных зарослей с доминированием цистозиры, что в свою очередь может привести к изменению ландшафтной структуры черноморской сублиторали и очередной перестройке трофических отношений.

Заключение

В Средиземном море уже отмечены, и доказаны экспериментально, негативные последствия воздействия «выпаса» макрофитов сига́нами (*S. rivulatus* и *S. luridus*) на фитоценозах скальных и каменистых биотопов, приводящее к быстрой и полной их деградации [Sala et al., 2011; Otero et al., 2013]. Указанные виды рыб в средиземноморском бассей-

не исследователями однозначно отнесены к агрессивным инвазионным видам [Lundberg, Golani, 1995; Oral, 2010; Zenetos et al., 2010; Otero et al., 2013]. М. Отеро с соавторами [Otero et al., 2013] вносятся предложения по выполнению ряда мероприятий, направленных на снижение численности *S. rivulatus* и *S. luridus*. К их числу относятся интенсификация направленного их промысла, особенно в новых местах обитания этих видов, а также поддержание высокой численности крупных видов хищных рыб.

Что касается региона, в котором пойман *Siganus rivulatus* – черноморское побережье Юго-Восточного Крыма – здесь в последние годы встречены два вида средиземноморских мигрантов, уже известные для Чёрного моря, но в этом регионе не отмечавшиеся. Это атлантический землерой *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758) [Мальцев, Василец, 2020] и барракуда обыкновенная *Sphyræna sphyræna* (Linnaeus, 1758) [Maltsev et al., 2022].

Появление в Чёрном море, наряду со средиземноморскими по происхождению видами рыб, также и тихо- и индоокеанских [Болтачев, Карпова, 2014; Maltsev et al., 2022], ставит вопрос о более широком толковании термина «медитерранизация»

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В.В. Сигейкину и Д.В. Шугалю за предоставление экземпляра сига́на для всестороннего изучения.

Финансирование работы

Работа подготовлена по теме государственного задания Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН – филиала ФИЦ ИнБЮМ «Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов»; номер гос. регистрации 121032300019-0.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Болтачев А.Р., Карпова Е.П. Фаунистическая ревизия чужеродных видов рыб в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 3. С. 2–26.
- Костенко Н.С., Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Фитобентос // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма. Симферополь: ИТ «АРИ-АЛ», 2018. С. 172–233.
- Мальцев В.И., Василец В.Е. Первое обнаружение атлантического землероя *Lithognathus mormyrus* (Sparidae) у берегов Юго-Восточного Крыма // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование. Материалы II Международной научно-практической конференции. Керчь, 27–30 мая 2020 г. 2020. С. 621–626.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 357 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 373 с.
- Abdelhak E.M., El Ganainy A.A., Madkour F.F., Abu El-Regal M.A., Ahmed M.I. Comparative study on morphometric relationships and condition factor of *Siganus rivulatus* inhabits the Red Sea, Suez Canal and the Mediterranean Sea, Egypt // Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries. 2020. Vol. 24 (7). P. 955–972.
- Abdulghani A.A.H. Biological and ecological processes during the establishment of a marine invasion: the *Siganus* rabbitfishes from the Red Sea to the coastal areas of Cyrenaica, Libya. Thesis in fulfilment of the requirements for the degree of Ph.D. School of Environment and Life Sciences, University of Salford, Manchester. 2017. 154 p.
- Bariche M. Diet of the Lessepsian fishes, *Siganus rivulatus* and *S. luridus* (Siganidae) in the eastern Mediterranean: A bibliographic analysis. Cybium. 2006. Vol. 30. No. 1. P. 41–49.
- Bilecenoglu M. Alien marine fishes of Turkey – an updated review // Fish Invasions of the Mediterranean Sea: Change and Renewal. Sofia; Moscow: Pensoft Publishers, 2010. P. 189–217.
- Bilecenoglu M., Kaya M. Growth of marbled spinefoot *Siganus rivulatus* Forsskal, 1775 (Teleostei: Siganidae) introduced to Antalya Bay, eastern Mediterranean Sea (Turkey) // Fish. Res. 2002. Vol. 54. No. 2. P. 279–285.
- CABI, 2020. *Siganus rivulatus* (marbled spinefoot) // In: Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International // (<https://www.cabi.org/ISC/datasheet/64225>). Accessed 05.10.2023.
- Dulčić J., Pallaoro A. First record of the marbled spinefoot *Siganus rivulatus* (Pisces: Siganidae) in the Adriatic Sea // J. Mar. Biol. Assoc. 2004. UK. Vol. 84. Issue 5. P. 1087–1088.
- FAO species identification sheets. Siganidae. Spinefoots, rabbitfishes. 4 p. (<http://www.fao.org/3/ad468e/AD468eLX.pdf>). Accessed 05.10.2023.
- Golani D. Distribution of Lessepsian migrant fish in the Mediterranean // Ital. J. Zool. 1998. Vol. 65. Suppl. 1. P. 95–99. doi: 10/1080/11250009809386801
- Gurbet R., Kara A. Record of Lessepsian marbled spinefoot *Siganus rivulatus* Forsskal and Niebuhr, 1775 from the Northern Aegean Sea (Izmir Bay, Turkey) // J. Appl. Ichthyol. 2013. Vol. 29. No. 2. P. 463–464. doi: 10.1111/jai.12080
- Hashem M.T. Biological studies on *Siganus rivulatus* (Forsskal) in the Red Sea // J. Fac. Mar. Sci. 1983. Vol. 3. P. 119–128.
- Insacco G., Zava B. First record of the Marbled spinefoot *Siganus rivulatus* Forsskal & Niebuhr, 1775 (Osteichthyes, Siganidae) in Italy (part of “New Mediterranean Biodiversity Records (March 2016)”) // Mediterranean Marine Science. 2016. 17/1. P. 236–237.
- Karakulak F.S., Yildiz T., Uzer U., Oray I.K. First record of the Lessepsian fish *Siganus rivulatus* (Forsskal & Niebuhr, 1775) in the Sea of Marmara (Izmit Bay, Turkey) // J Appl. Ichthyol. 2020. 36. P. 952–954. <https://doi.org/10.1111/jai.14133>
- Ktari F., Ktari M.H. Présence dans le golfe de Gabès de *Siganus luridus* (Rüppell 1829) et de *Siganus rivulatus* (Forsskal 1775) (Poissons, Siganidae) parasites par *Pseudohaliotrematodides polymorphus* // Bull. Inst. nat. scient. Tech. Océanogr. Pêche Salammbô. 1974. 3 (14). P. 95–98.
- Lundberg B., Golani D. Diet Adaptations of Lessepsian Migrant Rabbitfishes, *Siganus luridus* and *S. rivulatus*, to the Algal Resources of the Mediterranean Coast of Israel P.S.Z.N.I. // Marine Ecology. 1995. 16 (I). P. 73–89.
- Lundberg B., Ogorok R., Galil B.S., Goren M. Dietary choices of Siganid fish at Shiqmona reef, Israel // Isr. J. Zool. 2004. 50. P. 39–53.
- Maltsev V.I., Beletskaya M.A., Petrova T.N. The first finding of the European barracuda *Sphyraena sphyraena* (Sphyraenidae) in the Northeastern part of the Black Sea near the Crimea coast // Вестник Керченского государственного морского технологического университета. 2022. № 2. С. 25–32.
- Maltsev V.I., Kulish A.V., Beletskaya M.A. The First Find of the Marbled Spinefoot *Siganus rivulatus* (Siganidae) in the Black Sea // Journal of Ichthyology. 2022. Vol. 62. No. 3. P. 514–516.
- Oral M. Alien fish species in the Mediterranean – Black Sea // J. Basin Black Sea/Mediterranean Environment. 2010. Vol. 16. No. 1. P. 87–132.
- Otero M., Cebrian E., Francour P., Galil B., Savini D. Monitoring Marine Invasive Species in Mediterranean Marine Protected Areas (MPAs): A strategy and practical guide for managers. Malaga, Spain: IUCN. 2013. 136 p.
- Ozturk B. Draft document on the alien species in the Mediterranean and the Black Sea. General Fisheries Commission for the Mediterranean Scientific Advisory Committee. Twelfth Session. Budva, Montenegro, 25–29 January 2010. 2010. 147 p.

- Papaconstantinou C. The spreading of Lessepsian fish migrants into the Aegean Sea (Greece) // *Sci. Mar.* 1990. Vol. 54. P. 313–316.
- Rafrafi-Nouira S., Boumaïza M., Reynaud C., Capapé C. Additional records of Lessepsian teleost species off the Tunisian coast (Central Mediterranean). *Annales. Ser. hist. nat.* 2012. Vol. 22. No. 1. P. 55–62.
- Sala E., Kizilkaya Z., Yildirim D., Ballesteros E. Alien Marine Fishes Deplete Algal Biomass in the Eastern Mediterranean // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6. No. 2/ e17356. doi:10.1371/journal.pone.0017356.
- Shakman E., Kinzelbach R. Commercial fishery and fish species composition in the coastal waters of Libia // *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*. 2007. Vol. 18. P. 63–78.
- Shakman E., Winkler H., Oeberst R., Kinzelbach R. Morphometry, age and growth of *Siganus luridus* Rüppell, 1828 and *Siganus rivulatus* Forsskål, 1775 (Siganidae) in the central Mediterranean (Libyan coast) // *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 2008. Vol. 43. No. 3. P. 521–529.
- Steinitz W. Beiträge zur Kenntnis der Küstenfauna Palästinas // *I. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*. 1927. Vol. 8. P. 311–353.
- Woodland D.J. Revision of the fish family Siganidae with descriptions of two new species and comments on distribution and biology // *Indo-Pac. Fish.* 1990. Vol. 19. 136 p.
- WoRMS – World Register of Marine Species. WoRMS taxon details – *Siganus rivulatus* Forsskål & Niebuhr, 1775 (<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=tax-details&id=127045#distributions>). Accessed 05.10.2023.
- Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M., Garcia Raso J., Bianchi C., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Froggia C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos-Espla A., Mastrototaro F., Ocana O., Zingone A., Gambi M., Streftaris N. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union’s Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*. 2010. Vol. 11. No. 2/ P. 381. doi: <https://doi.org/10.12681/mms.87>

MARbled SPINEFOOT *SIGANUS RIVULATUS* (SIGANIDAE) – A NEW INVASIVE ALLIEN SPECIES IN THE BLACK SEA

©2023 Maltsev V.I.^{a, b}, Koulish A.V.^{a, b, *}, Beletskaya M.A.^{a, b}

^aT.I. Vyasemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS – Branch of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, Kurortnoye Stlm, 298188, Feodosiya, Republic of Crimea, Russia;

^bKerch State Maritime Technological University, Kerch, 298309, Republic of Crimea, Russia
e-mail: *andreykulish1972@mail.ru

A specimen of the marbled spinefoot *Siganus rivulatus* Forsskål & Niebuhr, 1775, the new fish species for the Black Sea has been caught on November 10, 2020 in the waters of Dvuyakornaya Bay near the city of Feodosiya in the northeastern part of the Black Sea. The two-year-old fish has a total body length of 124.2 mm and height of 35.7 mm. Morphology of the main elements of the body of the fish, as well as its teeth are described. The path of spreading of this species from its native range (western part of the Indian Ocean) to the Mediterranean and Black seas has been traced. The potential place of this species in the Black Sea ecosystem is discussed.

Keywords: *Siganus rivulatus*, marbled spinefoot, Black Sea, Southeastern Crimea, invasion, morphology, adaptation.

ИНВАЗИЯ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) В ШЕРШНЁВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ Г. ЧЕЛЯБИНСКА

© 2023 Перетыкин А.А.*, Обвинцева Н.А.**

Уральский научно-практический центр радиационной медицины, ФМБА России, г. Челябинск, 454141, Россия
e-mail: *engineer_co@mail.ru; **n_obvintseva@mai.ru

Поступила в редакцию 12.12.2022. После доработки 14.11.2023. Принята к публикации 21.11.2023

В августе 2022 г. при изучении малакофауны в Шершнёвском водохранилище г. Челябинска на прибрежных приплотинных станциях отбора проб обнаружены выраженные изменения в сообществе двустворчатых моллюсков по сравнению с результатами обследования 2016 г. В сообществе двустворчатых моллюсков не было обнаружено моллюсков семейства Sphaeriidae. Доминантом в фауне двустворчатых моллюсков в 2022 г. являлся вид *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) сем. Dreissenidae. Анализ размерно-возрастной структуры популяции *D. polymorpha* показывает, что наибольший возраст моллюсков составляет 5 лет. Полученные результаты указывают на успешную инвазию и натурализацию *D. polymorpha* в Шершнёвском водохранилище с 2016 г.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, инвазия, дрейсениды.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-97-103

Введение

Двустворчатые моллюски имеют большое значение в водных экосистемах, выполняя функции биофильтраторов, очищающих водоёмы от органического загрязнения, являются биологическим ресурсом водоёмов, участвуют в разнообразных трофических связях, выступают в качестве кормового объекта для многих групп гидробионтов, в первую очередь, для рыб-бентофагов [Dillon, 2004], для некоторых видов птиц [Morii et al., 2021] и млекопитающих (выдры) [Satterthwaite-Phillips et al., 2014].

Важными особенностями инвазионного вида *D. polymorpha* являются: его способность прикрепляться к твёрдым субстратам [Johnson et al., 2008]; планктонная личиночная стадия [Mackie, Claudi, 2010]; возможность существовать в широком спектре условий обитания [Karatayev et al., 2015]; крайне высокая скорость размножения [Sprung, 1991].

D. polymorpha до XIX в. имела ограниченный ареал в северных опреснённых участках Каспийского, Чёрного и Азовского морей. Активное распространение за пределы обитания началось с XIX в. по водоёмам Европы [Pollux et al., 2010]. Как отмечают авторы [Жукова, 2013; Михайлов, 2015], по речным

экосистемам России вид перемещался в северном и северо-восточном направлении.

На сегодняшний день описано расширение ареала на север России. Регистрируются находки в Обь-Иртышском речном бассейне [Бабушкин, 2022], в устье р. Северной Двины [Махнович, 2016], также находки моллюсков были зарегистрированы на Среднем [Eremkina et al., 2021] и Южном Урале [Колозин и др., 2021]. До настоящего времени свидетельства присутствия *D. polymorpha* в Шершнёвском водохранилище (вдхр.) не имелось.

Целью работы является описание впервые обнаруженной популяции *D. polymorpha* в Шершнёвском вдхр. г. Челябинска

Материалы и методы исследования

Шершнёвское вдхр. – водохранилище руслового типа, сформированное на р. Миасс. Оно расположено на восточном склоне Уральских гор, в черте г. Челябинска, относится к Обскому речному бассейну. По размерам относится к разряду средних водохранилищ со следующими параметрами: при нормальных погодных условиях: длина 18 км, ширина наибольшая 4 км, средняя 1.6 км, площадь водного зеркала 39.1 км², объём воды 176 млн м³, глубина максимальная 14 м,

средняя 4.5 м. Площадь водосбора 5460 км³., имеет три плёса: верхний – речной, средний и приплотинный – озёрный. В водохранилище впадают реки Серзак и Биргильда. Водоём мелководный – около 50% площади занимают глубины до 4 м. Область больших глубин находится в приплотинном участке. Водоохранилище находится в зоне интенсивного сельскохозяйственного освоения в черте города, водоохранная зона подвержена активному антропогенному воздействию: вблизи находятся населённые пункты, хозяйственные постройки, коллективные сады, пастбища [Энциклопедия Челябинск, 2023].

Шершнёвское вдхр. имеет статус водоёма первой категории водопользования как источник питьевого и хозяйственно-бытового водоснабжения [Ходоровская и др., 2013].

В 2022 г. изучение малакофауны проводили в августе на двух прибрежных станциях отбора проб. Станции были расположены у восточного берега центрального плёса водохранилища. Глубина водоёма в месте отбора проб составляет 1.5–2 м. Грунт – камни, крупный и мелкий песок с встречающимися погружёнными макрофитами. Станции находятся в зоне рекреационного использования (рис. 1).

Отбор проб двустворчатых моллюсков проводили с помощью драги с шириной ре-



Рис. 1. Станции отбора проб на Шершнёвском водохранилище в 2022 г.

жущей части 40 см. На станции с помощью четырёх буйков формировали площадку (10 × 10 м). Площадь облова площадки составляла 20 м². По площадке производили сбор материала путём пяти проходов по 10 м.

Моллюсков транспортировали в лабораторию, где разбирали друзы, промывали в проточной воде и фиксировали 96%-м спиртом на 1 сутки, после спирт заменяли на 70%-й [Скарлато и др., 1990]. Видовая идентификация дрейссенид проведена с использованием определителей [Определитель..., 2004]. Основные морфометрические показатели раковин моллюсков выполнены по методике [Скарлато и др., 1990] с использованием штангенциркуля с точностью 0.1 мм. Возраст моллюсков определяли по количеству колец нарастания на раковине.

Статистическая обработка данных выполнена с использованием среднего арифметического значения и его стандартной ошибки.

Результаты

Моллюски на исследуемых станциях отбора проб были обнаружены только в виде друз, единичные экземпляры *D. polymorpha* отсутствовали. Скопления друз моллюсков были обнаружены на глубинах более 1.2–1.5 м. На каждой станции было собрано по 4 друзы. Всего было собрано 8 друз. Из них 6 было сформировано на раковинах живых моллюсков *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758), в одной друзе в качестве субстрата был маленький камень, и одна друза не имела субстрата (моллюски были прикреплены друг к другу биссусными нитями).

Анализ размерного распределения численности и биомассы моллюсков *D. polymorpha* в друзах представлен на рис. 2, 3.

Были проведены измерения раковин моллюсков для обеспечения возможности сравнения популяции *D. polymorpha* из Шершнёвского водохранилища с популяциями моллюсков других местообитаний (табл. 1).

Форма раковины моллюсков является удлиненно-овальной, по индексу выпуклости все створки можно отнести к категории «выпуклые», что характерно для двустворчатых моллюсков речных водохранилищ [Павлова, 2010]. Наличие моллюсков возраста 5 лет

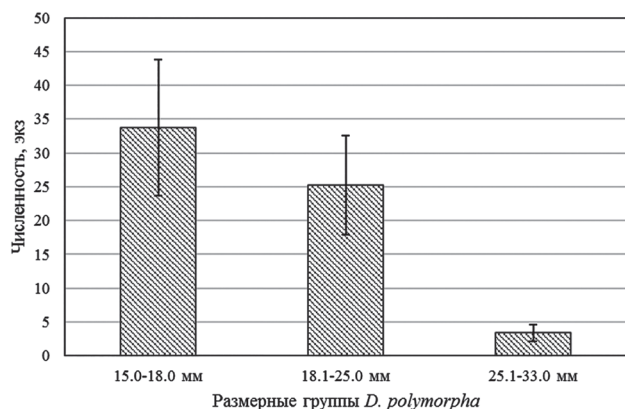


Рис. 2. Численность размерных групп в другах *D. polymorpha* Шершнёвского водохранилища.

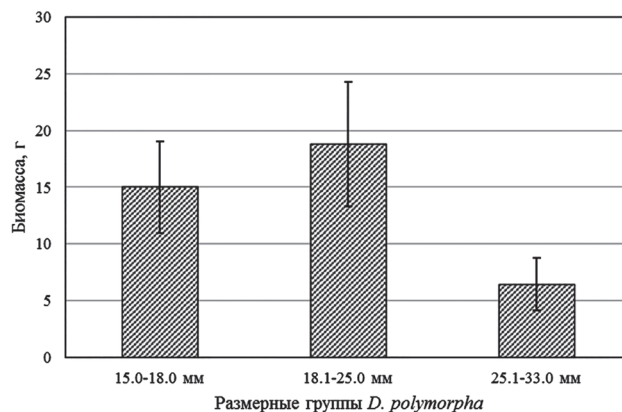


Рис. 3. Биомасса размерных групп в другах *D. polymorpha* Шершнёвского водохранилища.

Таблица 1. Параметры раковин *D. polymorpha* из Шершнёвского водохранилища г. Челябинска

Размерная группа внутри друз	Параметры	Среднее значение ± стандартная ошибка	Минимум – максимум
15.0–18.0 мм, n = 115	L, мм (длина раковины)	16.1 ± 0.1	13.0 – 19.0
	H, мм (высота раковины)	8.3 ± 0.1	6.2 – 10.8
	W, мм (выпуклость двух створок)	8.4 ± 0.1	6.1 – 11.6
	H/L (форма раковины)	0.520 ± 0.004	0.42 – 0.72
	W/H (степень выпуклости)	1.010 ± 0.011	0.46 – 1.27
	Возраст, л	2.62 ± 0.06	2.0 – 3.0
18.1–25.0 мм, n = 133	L, мм (длина раковины)	18.3 ± 1.6	13.5 – 24.7
	H, мм (высота раковины)	9.3 ± 0.8	6.5 – 12.6
	W, мм (выпуклость двух створок)	9.5 ± 0.8	6.5 – 13.1
	H/L (форма раковины)	0.510 ± 0.004	0.43 – 0.93
	W/H (степень выпуклости)	1.030 ± 0.011	0.52 – 1.45
	Возраст, л	3.44 ± 0.07	2.0 – 5.0
25.1–33.0 мм, n = 27	L, мм (длина раковины)	23.7 ± 4.6	15.0 – 33.0
	H, мм (высота раковины)	11.5 ± 2.5	9.2 – 15.0
	W, мм (выпуклость двух створок)	12.8 ± 2.5	9.3 – 16.1
	H/L (форма раковины)	0.49 ± 0.09	0.37 – 0.73
	W/H (степень выпуклости)	1.13 ± 0.22	0.91 – 1.57
	Возраст, л	4.52 ± 0.12	3.0 – 6.0

указывает на вероятное время инвазии. Полученные данные показывают, что вселение *D. polymorpha* в Шершнёвское вдхр. произошло не позднее 5 лет назад и свидетельствует об успешной адаптации и натурализации вида.

Обсуждение

В Шершнёвском вдхр., ранее, в 2016 г., при изучении состояния зообентосных сообществ был идентифицирован 21 вид двустворчатых моллюсков [Перетыкин, 2018, 2020]. Конкретно, на станциях отбора проб

ШВ-11 и ШВ-12 было обнаружено 8 видов двустворчатых моллюсков и 9 видов брюхоногих моллюсков (табл. 2).

В августе 2022 г. на станциях ШВ-11 и ШВ-12 было идентифицировано только 2 вида двустворчатых моллюсков, брюхоногие моллюски отсутствовали.

Возможными причинами изменения видового состава на исследуемых станциях отбора проб могут быть: инвазия *D. polymorpha* [Karataev et al., 1997, 2007, 2010; Дгебуадзе, 2002; Poleze et al., 2015]; изменение хими-

Таблица 2. Сравнение видового состава малакофауны на станциях ШВ-11 и ШВ-12 в 2016 и 2022 гг.

№ станции, координаты	Двустворчатые моллюски, июнь 2016 г.	Брюхоногие моллюски, июнь 2016 г.	Моллюски, обнаруженные в августе 2022 г.
ШВ-11, 55°77'53" с. ш. 61°19'34" в. д.	<i>Nucleocyclus nucleus</i> (Studer, 1820) <i>Nucleocyclus ovale</i> (Férussac, 1807) <i>Musculium creplini</i> (Dunker, 1845) <i>Musculium compressum</i> (Middendorff, 1851) <i>Paramusculium inflatum</i> (Middendorff, 1851) <i>Spharium corneum</i> (Linnaeus, 1758) <i>Euglesa casertana</i> (Poli, 1791)	<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758) <i>Opisthorchphorus troscheli</i> (Paasch, 1842) <i>Digyracidum starobogatovi</i> Andreeva et Lazutkina, 2014 <i>Cincinna pulchella</i> (Studer, 1820) <i>Cincinna klinensis</i> (Milachevitch, 1881) <i>Cincinna depressa</i> (Pfeiffer, 1828) <i>Lymnaea psilia</i> (Bourguignat, 1862) <i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758) <i>Physa taslei</i> (Bourguignat, 1860)	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771) <i>Anadonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)
ШВ-12, 55°07'40" с. ш. 61°19'32" в. д.			
Всего видов:	8	9	2

ческого состава воды [Schindler et al., 1989; Hunter, 2011]; изменение механического состава грунтов [Bódis et al., 2014]; эпизоотии моллюсков [Harvell et al., 1999; Morley, 2010; Gopko et al., 2017]; избыточное питание моллюсков водорослями [Михеев, Сорокин, 1966; Михеев, 1967; Кондратьев, 1967; Алимов, 1981].

С 2016 г. химический состав воды Шершнёвского вдхр. не претерпел существенных изменений [Кравцова и др., 2021]. На указанных станциях отбора проб донные отложения были представлены песчанно-каменистыми грунтами, заметных изменений состава грунтов не было обнаружено. Эпизоотии являются видоспецифичными для двустворчатых и брюхоногих моллюсков. В случае эпизоотических процессов можно было бы ожидать выпадения отдельных видов моллюсков, однако среди двустворчатых моллюсков регистрировалось только два вида: *D. polymorpha*, *A. anatina*, брюхоногие моллюски не были обнаружены. Наиболее вероятной причиной изменения видового разнообразия на станциях отбора проб является инвазия *D. polymorpha*.

Снижение биологического разнообразия, плотности популяций двустворчатых моллюсков вследствие инвазии *D. polymorpha*

было отмечено для водоёмов Европы [Ozgo et al., 2020; Ollard, Aldridge, 2023]. Вместе с этим в работе [Истомина, 2015] отмечается, что в других группах зообентоса регистрируются повышение биологического разнообразия и продуктивности хирономид, олигохет, нематод при вселении *D. polymorpha*.

Возможной причиной изменения видового состава малакофауны на прибрежных станциях водохранилища, является инвазия *D. polymorpha*. Как известно, дрейссены очень активно изменяют окружающую среду, в первую очередь изменяя физическую структуру донных отложений за счёт колонизации субстрата [Травина, 2022]. Колонизация субстрата моллюсками-обрастателями может достигать большой численности и биомассы. В качестве субстрата для дрейссен могут выступать крупные моллюски р. *Anodonta*.

Одновременно с этим инвазивный вид *D. polymorpha*, создаёт вокруг себя благоприятную среду, повышая в придонных слоях воды концентрацию азота и фосфора [Бурлакова, 1998; Orlova et al., 2004], что в свою очередь ведёт к повышению численности фитопланктона, в первую очередь цианобактерий.

Природный эксперимент с инвазией дрейссен в Шершнёвском вдхр. – источнике

питьевого водоснабжения г. Челябинска и его пригородов является очень важной проблемой с точки зрения оценки влияния дрейссены на развитие цианобактерий в водоёме и, соответственно, изменения качества воды для питьевых и рекреационных целей.

Заключение

Таким образом, в Шершнёвском вдхр. зафиксирован первый факт инвазии двустворчатого моллюска *D. polymorpha*. Анализ видового разнообразия моллюсков в 2016 г. и возрастной структуры сообществ *D. polymorpha* в 2022 г. (максимальный возраст дрейссены – 5 лет) указывает, что начало инвазии приходится на 2016 г.

При сравнении видового состава малакофауны на исследуемых станциях отбора проб в 2022 и 2016 гг., выявлено резкое снижение видового разнообразия моллюсков: вместо 17 видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков идентифицированных, в 2016 г., в этом же месте в 2022 г., зарегистрировано два вида моллюсков (*D. polymorpha* и *A. anatina*), что позволяет предположить, что инвазия *D. polymorpha* привела к существенному снижению видового разнообразия малакофауны Шершнёвского вдхр.

Изменение видового состава моллюсков и резкое нарастание биомассы фильтраторов требует детального изучения влияния инвазии дрейссены на качество воды и состояние экосистемы Шершнёвского вдхр.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность старшему инженеру экспериментального отдела ФГБУН УНПЦ РМ Алдибековой А.Е. за помощь в отборе проб и выполнении измерений.

Финансирование работы

Финансирование работы производилось при частичной поддержке экспериментальным отделом ФГБУН УНПЦ РМ, безвозмездно предоставившим оборудование.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами.

Литература

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков, Л.: Наука, 1981, 248 с.
- Бабушкин Е.С., Винарский М.В., Герасимова А.А., Иванов С.Н., Шарапова Т.А. Первая находка *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Mollusca, Bivalvia) в Сибири // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 1. С. 13–21. doi: 10.35885/1996-1499-15-1-13-21.
- Бурлакова Л.Е. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) и его роль в структуре и формировании водных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1998. 18 с.
- Дребуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М.: МСОП, ИПЭЭ РАН, 2002. С. 11–14.
- Жукова Т.В. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в функционировании Нарочанских озёр (обзор) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II-й Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 55–59.
- Истомина А.М. Влияние распространения моллюсков семейства Dreissenidae (Bivalvia) на структуру донных сообществ среднекамских водохранилищ // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 23–32.
- Колозин В.А., Филинова Е.И., Мелёшин Д.И. Первые находки *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в Ириклинском водохранилище // Российский журнал биологических инвазий. 2021. № 2. С. 63–69. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-2-63-69>.
- Кондратьев Г.П. О некоторых особенностях фильтрации у *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Т. 7. Саратов, 1967. С. 280–283.
- Кравцова А.В., Ходоровская Н.И., Ячменев В.А., Баженова В.В. Особенности многолетней динамики развития гидрохимических показателей воды Шершнёвского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2021. № 5. С. 8–28. doi 10.35567/1999-4508-2021-5-1.
- Махнович, Н.М. Исследование *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) как объекта биомониторинга в устье реки Северная Двина // Проблемы региональной экологии. 2016. № 1. С. 39–43.
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках среднего и нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.
- Михеев В.П. Фильтрационное питание дрейссены // Тр. Всесоюз. НИИ пруд, и рыб. хоз-ва. М., 1967. Т. 15. С. 117–129.

- Михеев В.П., Сорокин Ю.И. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журнал общей биологии. 1966. Т. 27. № 4. С. 463–472.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Под общ. ред. С.Я. Цалолихина. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука, 2004. 528 с.
- Павлова В.В. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* (Mollusca, Bivalvia): Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2010.
- Перетькин А.А., Андреева С.И., Левина С.Г., Пряхин Е.А. Характеристика двустворчатых моллюсков промышленных водоёмов ПО «Маяк» и Шершнёвского водохранилища г. Челябинска. // В сб.: Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды. Материалы VII Международной научно-практической конференции / Под ред. Д.З. Шибковой, П.А. Байгужина. 2018. С. 103–106.
- Перетькин А.А., Андреева С.И., Трапезников А.В. и др. Характеристика двустворчатых моллюсков радиоактивно загрязнённых водоёмов ПО «Маяк» и водоёма сравнения – Шершнёвского водохранилища Челябинской области // Вопросы радиационной безопасности. 2020. № 1 (97). С. 21–44.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И. и др. Методы изучения двустворчатых моллюсков / Под ред. Г.Л. Шкорбатова, Я.И. Старобогатова. Л.: ЗИН, 1990. 205.[3] с.: ил.; 22 см. (Тр. Зоол. ин-та / АН СССР, ISSN 0206-0477; Т. 219).
- Травина О.В. Инвазионный вид *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) на европейском Севере: популяционная экология, филогеография и роль в биоценозах: Дис. ... канд. биол. наук: 1.5.12. / Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лавёрова. Архангельск, 2022. 124 с.
- Ходоровская Н.И., Дерябина Л.В., Крайнева С.В., Утопленникова А.Ю. Оценка экологического состояния Шершнёвского водохранилища в современных условиях // Вестник Челябинского государственного университета. 2013. № 7 (298). С. 165–167.
- Энциклопедия Челябинск (Электронный ресурс) // (<https://book-chel.ru/ind.php?what=card&id=4582>). Проверено 02.04.2023.
- Bódis E., Tóth B., Szekeres J., Borza P., Sousa R. Empty native and invasive bivalve shells as benthic habitat modifiers in a large river // Limnologica. 2014. Vol. 49. P. 1–9.
- Dillon R.T.JR. The Ecology of Freshwater Molluscs / Department of Biology, College of Charleston, Cambridge University Press. 2004. P. 7–10.
- Eremkina T.V., Tsurikhin E.A., Chechulina N.V., Klimova N.B., Izimetova M.Ph. Changes in the ecosystem of the Beloyarskoe reservoir (Middle Ural) in the conditions of formation of the population of the invasive species *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok VI: sixth International Symposium. Book of abstracts / Eds. Yu.Yu. Dgebuadze, A.V. Krylov, V.G. Petrosyan, D.P. Karabanov. Kazan: Buk, 2021. P. 67.
- Gopko M., Mironova E., Pasternak A., Mikheev V., Taskinen J. Freshwater mussels (*Anodonta anatina*) reduce transmission of a common fish trematode (eye fluke, *Diplostomum pseudospathaceum*) // Parasitology. 2017. Vol. 144. P. 1971–1979.
- Harvell C.D., Kim K., Burkholder J.M., Colwell R.R., Epstein P.R., Grimes D.J., Hofmann E.E., Lipp E.K., Osterhaus A.D.M.E., Overstreet R.M., Porter J.W., Smith G.W., Vasta G.R. Emerging marine diseases – climate links and anthropogenic factors. Science. 1999. 285. P. 1505–1510.
- Hunter R.D. Effects of low pH and low calcium concentration on the pulmonate snail // Canadian Journal of Zoology. 2011. 68 (7). P. 1578–1583.
- Johnson P.T.J., Olden J.D., Zanden J.V. Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters // Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6. P. 357–363. <https://doi.org/10.1890/070156>
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. *Dreissena polymorpha* in Belarus: history of spread, population biology, and ecosystem impacts. Chapter 9 // In: Van der Velde G., Rajagopal S., Bij de Vaate A. (eds). The zebra mussel in Europe. Backhuys Publishers, Leiden/Margraf Publishers, Weikersheim, 2010. 101–112 p.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in eastern Europe // Journal of Shellfish Research. 1997. Vol. 16. P. 187–203
- Karatayev A.Y., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves // Biological Invasions. 2007. Vol. 9. No. 2. P. 161–180.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Mastitsky S.E., Padilla D.K. Predicting the spread of aquatic invaders: insight from 200 years of invasion by zebra mussels // Ecol Appl. 2015. Mar. 25 (2). P. 430–440. doi: 10.1890/13-1339.1.
- Mackie G.L., Claudi R. Monitoring and control of macrofouling mollusks in freshwater Systems, Second Edition. New York: CRC Press, 2010. 508 p. <https://doi.org/10.1201/9781439804414>
- Morii Y., Kitazawa M., Squires T.E., Watanabe M., Watanabe Y., Saito T., Yamazaki D., Uchida A., Machida Y. A complete dietary review of Japanese birds with special focus on molluscs. Sci Data. 2021. Jan 20. 8 (1). P. 19. doi: 10.1038/s41597-021-00800-6.
- Morley N.J. Interactive effects of infectious diseases and pollution in aquatic molluscs // Aquatic Toxicology. 2010. 96. P. 27–36.
- Ollard I., Aldridge D.C. Declines in freshwater mussel density, size and productivity in the River Thames over the past half century // J Anim Ecol. 2023. Jan. 92 (1). P. 112–123. doi: 10.1111/1365-2656.13835.
- Orlova M., Golubkov S., Kalinina L., Ignatieva N. *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) in the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland, Baltic Sea): is it a biofilter or source for pollution? // Mar Pollut Bull. 2004. Aug. 49 (3). P. 196–205. doi: 10.1016/j.marpollbul.2004.02.008.
- Ożgo M., Urbańska M., Hoos P., Imhof H.K., Kirschenstein M., Mayr J., Michl F., Tobiasz R., von Wesendonk M.,

- Zimmermann S., Geist J. Invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) threatens an exceptionally large population of the depressed river mussel (*Pseudanodonta complanata*) in a postglacial lake // *Ecol. Evol.* 2020. Apr 12. 10 (11). P. 4918–4927. doi: 10.1002/ece3.6243.
- Poleze M., Callil C.T. Bivalvia, Cyrenidae, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774): new record, density, and population structure in the Teles Pires River, northern Mato Grosso, Brazil // *Check List.* 2015. Vol. 11. P. 1720.
- Pollux B.J.A., van der Velde G., bij de Vaate A. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a review on possibilities and limitations // *The Zebra Mussel in Europe.* Gerard van der Velde, Sanjeevi Rajagopal and Abraham bij de Vaate (Eds). Margraf Publishers GmbH. 2010. P. 45–58.
- Satterthwaite-Phillips D., Novakofski J., Mateus-Pinilla N. Fatty acid analysis as a tool to infer the diet in Illinois river otters (*Lontra canadensis*) // *J Anim Sci Technol.* 2014. Sep 2. 56. P. 16. doi: 10.1186/2055-0391-56-16.
- Schindler D.W., Kasian S.E., Hesslein R.H. Losses of biota from American aquatic communities due to acid rain. // *Environ Monit Assess.* 1989. Jul. 12 (3). P. 269–285.
- Sprung M. Costs of reproduction: a study on metabolic requirements of the gonads and fecundity of the bivalve *Dreissena polymorpha* // *Malacologia.* 1991. Vol. 33. P. 63–70.

INVASION OF *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) INTO THE SHERSHNEVSKOYE RESERVOIR IN CHELYABINSK

© 2023 Peretykin A.A.*, Obvintseva N.A.**

Urals Research Center for Radiation Medicine of the Federal Medical and Biological Agency;
Chelyabinsk, 454141, Russia
e-mail: *engineer_co@mail.ru; **n_obvintseva@mail.ru

In August 2022 pronounced changes were found in the community of bivalves compared to the results of the 2016 year survey at coastal sampling stations near the dam of Shershnevskoye reservoir at Chelyabinsk city. Mollusks of the Sphaeriidae family have disappeared in the community of bivalves. The dominant species in the fauna of bivalves in 2022 was the species *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) fam. Dreissenidae. The analysis of the size and age structure of the population of *D. polymorpha* has shown that maximal age of mollusks was 5 years. The results indicate the successful invasion and naturalization of *D. polymorpha* in the Shershnevskoye reservoir since 2016.

Key words: bivalves, invasion, dreissenids.

ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ТРЕМАТОД У ПОНТО-АЗОВСКОГО МОЛЛЮСКА *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (С. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROPHILAE) В УГЛИЧСКОМ И РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (БАССЕЙН ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ)

© 2023 Тютин А.В.^{а, *}, Пряничникова Е.Г.^{а, **}, Морозова Д.А.^{а, b, ***}

^а Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742, Россия

^б Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, Борок, 162723, Россия

e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **pryanichnikova_e@ibiw.ru; ***darya.a.morozova@gmail.com

Поступила в редакцию 27.04.2021. После доработки 29.09.2023. Принята к публикации 25.10.2023

Пресноводный брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) успешно натурализовался в Рыбинском (в 2005–2011 гг.) и Угличском водохранилищах (в 2013–2015 гг.). Основная задача исследования – изучение структуры сообществ трематод в поселениях *L. naticoides*, сформировавшихся к 2019 г. в условиях верхних участков этих водохранилищ. Установлено, что в обоих водоёмах видовой состав трематод сходен и включает *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). Численность *L. naticoides* варьирует от 30 до 50 экз./м² на мелководьях Рыбинского водохранилища и от 50 до 520 экз./м² в Угличском водохранилище, где моллюск расселился и на глубинах 2–9 м. Значения встречаемости партенит отдельных видов трематод в августе 2019 г. варьировали в разной степени даже в близких по гидрологическим характеристикам относительно проточных верхних участках водоёмов: *Apophallus* spp. (32.01% и 11.45%), *P. markewitschi* (9.14% и 7.63%), *N. skrjabini* (16.57% и 7.63%), *S. volgensis* (19.43% и 63.36%). Кроме того, в Угличском водохранилище выявлены *Xiphidiocercaria* sp. (9.16%). В 2019 г. в Рыбинском водохранилище отмечен единственный случай смешанного заражения партенитами трематод (*Sanguinicola*+*Nicolla*). В условиях Угличского водохранилища смешанное заражение партенитами двух видов трематод более распространено (*Parasymphylodora*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Parasymphylodora*, *Sanguinicola*+*Nicolla*). Даже при сравнительно низкой численности популяций моллюск *L. naticoides* способен оказывать значительное влияние на экосистемы водоёмов посредством развития очагов гельминтозов из-за высокой встречаемости некоторых трематод.

Ключевые слова: чужеродные виды, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, паразиты, Trematoda, очаги гельминтозов, бассейн Верхней Волги.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-104-117

Введение

На данный момент переднежаберный пресноводный моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) относится к числу наиболее успешных гидробионтов-вселенцев в бассейнах многих крупных рек Европы. Расширение его ареала за пределами Понто-Азовского бассейна в XIX в. и первой половине XX в. было связано с развитием в Центральной и Западной Европе сети судоходных каналов. Особенности расселения *L. naticoides* вне границ нативного ареала достаточно подробно исследовались в Германии [Odening, 1970],

Польше [Falniowski, 1987], восточной части Франции [Mouthon, 2007], Нидерландах [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990; Bij de Vaate et al., 2002], Прибалтике [Stanevičiūtė et al., 2008; Arbačiauskas et al., 2011; Butkus et al., 2014; Petkevičiūtė et al., 2020]. К началу XXI в. на фоне потепления климата наряду с реками Дунай и Днепр в число главных инвазионных коридоров для распространения *L. naticoides* был включён Волго-Балтийский судоходный путь [Bij de Vaate et al., 2002]. К основным особенностям вселенца можно отнести короткий жизненный цикл и приуроченность

крупных поселений к биотопам со слабозаиленными песчаными или каменистыми грунтами, вследствие чего его распределение в водоёмах часто имеет мозаичный характер [Mouthon, 2007; Yakovlev et al., 2010; Perova et al., 2018]. Особую актуальность контролю над распространением *L. naticoides* придаёт расширение ареалов ряда ассоциированных с этим моллюском трематод, часть из которых патогенны для рыб, рыбоядных птиц и млекопитающих [Odening, 1970; Falniowski, 1987; Бисерова, 2005; Zhokhov et al., 2006, 2019; Ivanov, 2008; Stanevičiūtė et al., 2008; Perova et al., 2018]. В связи с этим, *L. naticoides* включён в перечень видов, расселение которых в водоёмах Европы может приводить к негативным экономическим и экологическим последствиям [Panov et al., 2009]. На территории России *L. naticoides* уже широко распространился во многих водоёмах Европейской части страны и также включён в число наиболее опасных инвазионных видов гидробионтов [Самые опасные..., 2018]. Известна успешная натурализация этого вида при случайной интродукции в Азиатской части России – в Бухтарминском водохранилище (вдхр.) на р. Иртыш [Yanygina, 2016].

Следует отметить, что проникший в низовья Волги через Волго-Донской канал *L. naticoides* при повышении среднегодовых значений температуры в 1970–2000-х гг. относительно медленно продвигался на север по системе волжских водохранилищ [Пиров, 1972; Tyutin, Slynko, 2010; Yakovlev et al., 2010]. Только к 2005 г. он достиг Рыбинского вдхр. – самого северного в волжском каскаде. При этом было отмечено, что развитие поселения *L. naticoides* в 2005–2010 гг. на песчаных мелководьях нижней части Волжского плёса этого водоёма вблизи г. Рыбинск привело к натурализации и быстрому росту численности популяций не менее 5 видов трематод [Tyutin et al., 2013; 2022]. За пределами основного поселения моллюски встречались единично [Perova et al., 2018]. Быстрого расселения *L. naticoides* по акватории водохранилища вне зоны действия относительно высокоминерализованной волжской воды и в глубоководных русловых участках Волжского плёса не произошло, но к лету 2011

г. в прибрежье более проточного верхнего участка (у г. Мышкин) сформировалось ещё одно крупное поселение [Тютин и др., 2020а]. Наиболее заметным было развитие очагов апофаллэза и россикотремоза с массовым заражением обитающих в акватории Волжского плёса рыб, связанное с быстрым увеличением плотности популяций трематод *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) и *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919) [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Тютин и др., 2020а; Tyutin et al., 2022]. В меньшей степени были распространены *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947. Успешной адаптации моллюска и его паразитов к условиям нового водоёма способствовало то, что в 2000–2012 гг. в течение всего вегетационного периода (с конца апреля по начало ноября) температура воды была выше климатической нормы [Структура и функционирование..., 2018].

Находки метацеркарий рода *Apophallus* у рыб в других верхневолжских водохранилищах (Иваньковское, Горьковское) в этот период свидетельствовали о более широком распространении *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги, однако неравномерное распределение моллюска в акваториях водоёмов затрудняло выявление точек расположения его поселений [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013]. В Угличском вдхр. сразу два поселения *L. naticoides* впервые были обнаружены в августе 2013 г. на песчаных мелководьях среднего участка водоёма [Perova et al., 2018]. В 2015 г. было найдено новое поселение *L. naticoides* – на глубоководном участке верхней части водохранилища. Данные по паразитофауне *L. naticoides* в этом водоёме первоначально были ограничены регистрацией партенит *A. muehlingi* у одного из 13 экз. моллюсков в гидробиологической пробе, отобранной на глубине около 9 м вблизи г. Дубна. Позднее, в августе 2019 г., при исследовании более крупной выборки *L. naticoides*, собранной на глубине 4 м в русловой части Угличского вдхр. ниже устья р. Дубна был найден весь обычный для бассейна Верхней Волги набор партенит трематод:

Apophallus spp., *P. markewitschi*, *N. skrjabini*, *S. volgensis* [Tyutin et al., 2023b; Tyutin et al., 2023c]. В 2019–2021 гг. здесь было отмечено усложнение сообщества трематод из-за появления партенит *Xiphidiocercaria* sp. и роста числа смешанных заражений, а также выявлена тенденция к снижению встречаемости большинства видов трематод при расселении *L. naticoides* вверх по течению правобережного притока – р. Дубна [Tyutin et al., 2023c]. Обычно утрата при расселении большинства патогенных для хозяина паразитов даёт моллюскам-вселенцам ощутимое преимущество перед аборигенными видами, однако для *L. naticoides* такая закономерность явно не характерна. Возможно, отчасти поэтому численность *L. naticoides* не превышала 50 экз./м² для исследованных нами поселений моллюска в Рыбинском вдхр. и варьировала от 50 до 520 экз./м² в разных участках Угличского вдхр. Следует отметить, что Угличское вдхр. отличается от Рыбинского вдхр. низкой минерализацией воды, меньшей долей атмосферных осадков в водном балансе, слабым ветровым перемешиванием водной массы, пониженным уровнем седиментации, а также по ряду других гидрохимических и гидрологических характеристик [The river Volga..., 1979].

Цель данного исследования – изучение особенностей сообществ трематод и их возможного влияния на численность хозяина в поселениях *L. naticoides*, сформировавшихся в условиях верхних участков этих водохранилищ.

Материал и методы

Заполненное в 1941–1947 гг. Рыбинское вдхр., как довольно крупный озеровидный водоём, отличается от других верхневолжских водохранилищ большим разнообразием биотопов [The river Volga..., 1979]. При нормальном подпорном уровне (отметка 102.0 м БС) площадь его водного зеркала достигает 4550 км², протяжённость сложной береговой линии составляет около 2470 км. Песчаные отложения, теоретически пригодные для обитания *L. naticoides*, занимают значительную часть дна. Конфигурация водного зеркала водохранилища сложная: с озеровидным Глав-

ным плёсом шириной до 56 км, обособленными Моложским и Шекнинским плёсами, несколькими расширенными устьями других крупных притоков и удлинённым участком Волжского плёса между Угличской плотиной и Главным плёсом. Угличское вдхр., созданное в 1940 г., относится к водоёмам долинного типа со слабо изрезанной береговой линией. Его длина составляет всего ~136 км при площади водного зеркала 249 км². В Рыбинском вдхр. использованные в данной работе выборки *L. naticoides* были собраны в июне и августе 2019 г. в верхней части Волжского плёса вблизи г. Мышкин (n=343, примерные координаты географического центра поселения – 57°47' с. ш., 38°28' в. д.). Прибрежный биотоп с заиленным песчаным грунтом отличался слабым развитием высшей водной растительности. Для уточнения развития трематод на стадии метацеркарии удалось собрать только 5 экз. аборигенного переднежаберного моллюска *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), 10 экз. *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) и 20 экз. амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). В Угличском вдхр. сбор проб был выполнен в августе 2019 г. на глубине 4 м в точке ниже г. Дубна (n=131, примерные координаты географического центра этого поселения *L. naticoides* – 56°53' с. ш., 37°25' в. д.). Тип грунта – заиленный песок, доминирующий тип растительности – представители рода *Potamogeton*. Расстояние между местами сборов проб составляет около 170 км. Пробы моллюсков отбирали методом ручного сбора, с помощью гидробиологического скребка, а также с помощью модифицированного дночерпателя ДАК-100 с площадью захвата 0.010 м² и дночерпателя ДАК-250 с площадью захвата 0.025 м². Для корректного сравнения поселений по показателям заражённости в обоих случаях использовали выборки взрослых особей *L. naticoides* с высотой раковины 4.0–9.0 мм. У более мелких особей локальные гемипопуляции партенит трематод часто находятся на начальных этапах формирования, что не позволяет провести точную идентификацию гельминтов. Обработка проб, определение плотности (экз./м²) и биомассы (г/м²) моллюсков выполнены по стандартным методикам, использованным

авторами ранее [Pryanichnikova et al., 2011; Tyutin et al., 2013; Perova et al., 2018; Tyutin et al., 2023c]. Часть фактического материала из перечисленных публикаций, преимущественно касающаяся вопросов сезонной и возрастной динамики заражённости *L. naticoides* на ранних этапах его натурализации в некоторых верхневолжских водохранилищах, использована при обсуждении результатов настоящего исследования. Для обсуждения особенностей формирования сообщества трематод в наименее благоприятных для их развития условиях дополнительно использованы данные по вскрытиям 34 экз. крупных (7.0–9.0 мм) особей *L. naticoides* (возраст – 1+), собранных в середине июня 2019 г. на глубине 10 м в одном из водоёмов-охладителей Костромской ГРЭС, расположенном в приустьевом участке р. Шача – притоке верхневолжского Горьковского вдхр. [Тютин и др., 2020б].

Изучение гидробионтов и трематод проводили общепринятыми методами [Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1977; Судариков и др., 2002; Бисерова, 2005]. Уровень заражённости моллюсков оценивали по эмиссии церкарий или по наличию партенит трематод при вскрытии. При работе использовали световые микроскопы МБС–9, МБС–10 и МБИ–3. Обработка результатов выполнена с применением общепринятых методик [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. В качестве основного показателя использовали встречаемость паразитов в выборках моллюсков (доля заражённых особей с расчётом стандартной статистической ошибки $P \pm SE$, %). Оценку достоверности различий между ними проводили по χ^2 -критерию Пирсона (хи-квадрат) с учётом Yates-коррекции (на уровне значимости $p < 0.05$). В случаях выявления снижения встречаемости трематод (сезонного или возрастного) проводили расчёт доли особей (%), смертность которых потенциально могла быть связана с заражением трематодами (по известной в паразитологии методике, разработанной для паразитов не способных покидать хозяина [Лопухина и др., 1973]). Использована формула $X = (a_1 - a_2) \times 100 / (100 - a_2)$, где a_1 – встречаемость паразитов на начальном этапе воздействия на группировку хозяина, a_2 – встречаемость на конечном

этапе. Все расчёты выполнены в программах STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Плотность поселения *L. naticoides* на заиленном песке в исследованной точке Угличского вдхр. в 2019 г. составила около 450 экз./м² при биомассе 40.45 г/м². Размер моллюсков в количественных пробах варьировал от 2.5 до 9.0 мм. В Рыбинском вдхр. на аналогичном субстрате численность *L. naticoides* варьировала от 30 до 50 экз./м², высота раковины моллюсков – от 4.0 до 9.0 мм, что может быть отчасти связано с меньшей глубиной отбора проб (<1.5 м). Оба сравниваемых поселения *L. naticoides* находятся в относительно близких по гидрологическому режиму участках водохранилищ (руслового типа, на небольшом удалении от нижних бьефов плотин). Это обусловило заметное сходство в структуре сообществ трематод, проявившееся, прежде всего, в доминировании спороцист *S. volgensis*. В поселении *L. naticoides* из Угличского вдхр. встречаемость этого вида трематод наиболее высока (табл. 1). Кроме того, у моллюсков из этого водоёма выявлены спороцисты, продуцирующие личинок гермафродитного поколения *Xiphidiocercaria* sp. (их точная видовая принадлежность пока не установлена). Небольшие размеры пищеварительной железы у некрупного *L. naticoides* явно препятствуют полноценному развитию смешанного заражения партенитами двух или более видов. Вероятно, с этим отчасти связаны статистически достоверно более низкие значения встречаемости редий *Apophallus* spp. и спороцист *N. skrjabini* в условиях данного водохранилища. Тем не менее, для популяции *L. naticoides* из Угличского вдхр. характерно относительно большое число смешанных заражений. Следует отметить, что практически все эти случаи пришлись на моллюсков младшей размерно-возрастной группы (0+, с высотой раковины 4.0–6.9 мм). У моллюсков с высотой раковины 7 мм и более зарегистрированы только два случая смешанного заражения спороцистами *S. volgensis* и *N. skrjabini*. В интегральной выборке *L. naticoides* из Рыбинского вдхр. в 2019 г. зарегистрирован только один случай

Таблица 1. Различия в значениях встречаемости ($P \pm SE$, %) партенит трематод и количество смешанных заражений в выборках *Lithoglyphus naticoides* из Угличского и Рыбинского водохранилищ

Трематоды	Угличское водохранилище	Рыбинское водохранилище		
	В августе 2019 г., n=131	В июне 2019 г., n=168	В августе 2019 г., n=175	В среднем за лето 2019 г., n=343
Встречаемость партенит трематод				
<i>Apophallus</i> spp.	11.45±2.78*	14.88±2.75**	32.01±3.53	23.62±2.29
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	7.63±2.32	1.79±1.02**	9.14±2.18	5.54±1.24
<i>Nicolla skrjabini</i>	7.63±2.32*	20.24±3.10	16.57±2.81	18.37±2.09
<i>Sanguinicola volgensis</i>	63.36±4.21*	51.79±3.86**	19.43±2.99	35.28±2.58
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	9.16±2.52	0	0	0
Количество выявленных смешанных заражений				
<i>Parasymphylodora</i> + <i>Xiphidiocercaria</i>	1	0	0	0
<i>Sanguinicola</i> + <i>Xiphidiocercaria</i>	2	0	0	0
<i>Sanguinicola</i> + <i>Parasymphylodora</i>	3	0	0	0
<i>Sanguinicola</i> + <i>Nicolla</i>	3	1	0	1

Примечание. n – количество исследованных моллюсков, экз.; * – значение встречаемости партенит трематоды в августе 2019 г. в Угличском вдхр. статистически достоверно отличается от значения встречаемости в августе 2019 г. в Рыбинском вдхр.; ** – значение встречаемости партенит трематоды в Рыбинском вдхр. в июне 2019 г. статистически достоверно отличается от значения встречаемости в августе 2019 г.

двойного заражения *Sanguinicola*+*Nicolla* (у молодой особи с высотой раковины 5.5 мм).

Судя по всему, партениты *S. volgensis* наиболее патогенны для хозяина при монозаражении и способны замедлять рост моллюска и даже вызывать его преждевременную гибель. Так, это единственный вид, для которого в условиях Рыбинского вдхр. в 2019 г. зарегистрировано существенное снижение встречаемости к августу по сравнению с июнем ($\chi^2=37.9002$, $p<0.00001$). Статистически достоверный сезонный рост встречаемости отмечен для редий *Apophallus* spp. ($\chi^2=12.9927$, $p<0.00031$) и редий *P. markewitschi* ($\chi^2=7.5164$, $p<0.00611$). Для спороцист *N. skrjabini* выявлено небольшое и статистически недостоверное ($\chi^2=0.5435$, $p>0.46099$) сезонное снижение встречаемости, вероятно связанное с гибелью ближе к осени значительной части особей *L. naticoides*, получивших двойное заражение спороцистами *Nicolla*+*Sanguinicola*. В пользу этого свидетельствует также показатель соотношения числа особей двух раз-

мерных групп в сравниваемых выборках *L. naticoides*. В августе он отражает более выраженное доминирование мелких моллюсков в популяции Угличского вдхр. (соотношение размерных групп 2.64/1), по сравнению с Рыбинским вдхр. (1.36/1). Доля незаражённых особей в поселениях в этот период составила 7.63±2.32% и 22.86±3.17%, соответственно. Тем не менее, в Угличском вдхр. к концу лета наблюдали обычные для *L. naticoides* различия в заражённости мелких (4.0–6.9 мм) и крупных (7.0–9.0 мм) особей (табл. 2). Повышение встречаемости с увеличением возраста хозяина характерно для редий *Apophallus* spp., редий *P. markewitschi* и спороцист *N. skrjabini*. Снижение – для спороцист *S. volgensis* (статистически достоверное) и *Xiphidiocercaria* sp. (статистически недостоверное). Общих закономерностей в изменениях встречаемости редиоидных и спороцистоидных трематод не прослеживается.

Для редий *P. markewitschi* в обоих рассматриваемых поселениях *L. naticoides* выявля-

Таблица 2. Различия в значениях встречаемости ($P \pm SE$, %) партенит трематод у особей *Lithoglyphus naticoides* двух размерно-возрастных групп в выборке из Углицкого водохранилища (август 2019 г.)

Трематоды	Размерно-возрастная группа моллюсков и объём выборки		Достоверность различий
	0+, n=95	1+, n=36	
<i>Apophallus</i> spp.	4.21±2.26	30.56±7.68	$\chi^2=15.3670$, $p<0.00009^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	6.32±2.50	11.11±5.24	$\chi^2=0.3071$, $p>0.57944$
<i>Nicolla skrjabini</i>	4.21±2.06	16.67±6.21	$\chi^2=4.1141$, $p<0.04253^*$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	73.68±4.52	36.11±8.01	$\chi^2=14.2985$, $p<0.00016^*$
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	10.53±3.15	5.56±3.82	$\chi^2=0.2929$, $p>0.58835$

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

ны самые низкие, статистически достоверно не различающиеся показатели встречаемости. В данном случае это может быть связано с особенностями реализации жизненного цикла трематоды. Рост численности популяций этого вида может быть ограничен небольшим количеством брюхоногих моллюсков, в которых происходит развитие метацеркарий. Число метацеркарий *P. markewitschi*, присутствующих практически у всех *L. naticoides*, обычно не превышало 5–10 экз. В условиях прибрежного биотопа Рыбинского вдхр. метацеркарии этой трематоды выявлены только у 2 из 5 экз. аборигенного вида *B. tentaculata* (с интенсивностью заражения 2–3 экз.), при полном отсутствии их у сравнительно массовых особей *V. viviparus*. Относительно высокая встречаемость спороцист *N. skrjabini* в поселении *L. naticoides* из Рыбинского вдхр., вероятно, напрямую связана с высокой численностью в биотопе основного второго промежуточного хозяина – интродуцированной в водохранилища Верхней Волги байкальской амфиподы *G. fasciatus*. Метацеркарии этого вида были выявлены у половины исследованных бокоплавов. Следует отметить присутствие у большинства особей *L. naticoides* из Рыбинского вдхр. личинок водяного клеща *Forelia variegator* (Koch, 1837) (Hydrachnidia, Pionidae). Этот же вид клещей оказался обычным для *L. naticoides* из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС, сток воды из которого осуществляется в акваторию верхневолжского Горьковского вдхр. [Тютин и др., 2020б]. У особей *L. naticoides* из Углицкого вдхр. к

2019 г. менее распространённым, но также достаточно обычным оказался вид *Hygrobates trigonicus* Koenike, 1895 (Hydrachnidia, Hygrobatidae).

Новых случаев перехода на паразитирование у *L. naticoides* местных видов гельминтов не зарегистрировано. Этого не наблюдали даже на фоне тенденции к снижению встречаемости большинства рассматриваемых видов трематод (для *S. volgensis* – до полного исчезновения) при расселении *L. naticoides* вверх по течению одного из притоков Углицкого вдхр. – р. Дубна [Тютин et al., 2023с]. При этом в р. Дубна было зарегистрировано снижение встречаемости партенит *N. skrjabini* и *P. markewitschi* в 7 раз, *Apophallus* spp. – в 8 раз, *Xiphidiocercaria* sp. – в 13 раз. Непосредственно в верхних участках Рыбинского и Углицкого водохранилищ условия для реализации жизненных циклов всех рассматриваемых трематод можно оценить как относительно благоприятные. К числу наиболее важных факторов, препятствующих заражению *L. naticoides* трематодами, по нашему мнению, следует отнести повышенную проточность в некоторых из освоённых данным вселенцем биотопов. Так, вероятно, именно с повышенной проточностью можно связать заметное снижение встречаемости ассоциированных с *L. naticoides* трематод в устьевом участке р. Дубна (по сравнению с основной частью колонии этого моллюска в русловой части Углицкого вдхр.). Следует отметить, что сходная закономерность прослеживается при сравнении данных по взрос-

лым особям моллюска из географически удалённых поселений, например, из русловой части Угличского вдхр. (благоприятные для трематод условия) и из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС, созданного в приустьевом участке р. Шача (неблагоприятные для трематод условия) (табл. 3). Конкретная зона сброса подогретых вод (водоём-охладитель ГРЭС) явно не оказалась наиболее оптимальным биотопом как для теплолюбивого *L. naticoides*, так и для сопутствующих ему паразитов. Выявленный уровень различий в показателях заражённости *L. naticoides* не может быть объяснён только сезонной динамикой смертности наиболее старых особей. Маловероятно также, что лимитирование развития трематод в поселении *L. naticoides* из водоёма-охладителя Костромской ГРЭС связано исключительно с глубиной отбора проб (до 10 м). Встречаемость партенит трематод *N. skrjabini* и *P. markewitschi*, церкарии которых не имеют длинного хвоста и передвигаются по субстрату, у особей *L. naticoides* старшей размерно-возрастной группы (1+) оказалась вполне сравнимой с выявленной нами для моллюсков, обитающих на литорали верхневолжских водохранилищ. При наличии течения пониженные значения встречаемости оказались характерными для трематод, церкарии которых имеют небольшие размеры и передвигаются в толще воды. В близких к рассматриваемой точке сбора проб (в водоёме-охладителе Костромской ГРЭС), но

относительно слабопроточных участках акватории Горьковского вдхр. в 2005–2020 гг. зарегистрировали развитие крупного очага апофаллэза рыб, связанное с увеличением плотности популяции трематоды *A. muehlingi* [Tyutin et al., 2023a].

Известно, что в краевых популяциях *L. naticoides* уже на начальном этапе их развития общая заражённость половозрелых особей трематодами может превышать 90%, и снижение, вместо ожидаемого роста, встречаемости партенит у моллюсков старших размерно-возрастных групп или у особей одной возрастной группы к началу осени можно рассматривать как прямое следствие селективной гибели заражённых экземпляров хозяина [Бисерова, 2010]. По нашим наблюдениям, в верхневолжских водохранилищах для мелкого короткоциклового *L. naticoides* паразитарный фактор чаще всего начинает играть заметную роль в регуляции численности поселений моллюска при росте числа смешанных заражений (обычно – в результате резкой вспышки численности одного из видов трематод при формировании очага нового гельминтоза). Накопленный нами за период с 2009 по 2019 г. материал по исследованию нескольких относительно больших выборок (не менее 100 экз. разновозрастных особей) этого моллюска позволяет провести примерную количественную оценку возможного влияния отдельных трематод на верхневолжские популяции хозяина как на этапе натурализации

Таблица 3. Различия в значениях встречаемости ($P \pm SE$, %) партенит трематод у особей *Lithoglyphus naticoides* размерно-возрастной группы 1+ в выборках из русловой части Угличского водохранилища и водоёма-охладителя Костромской ГРЭС

Трематоды	Место, срок сбора проб и объём выборки моллюсков		Достоверность различий
	Угличское водохранилище, август 2019 г., n=36	Водоём-охладитель Костромской ГРЭС, июнь 2019 г., n=34	
<i>Aporhollus</i> spp.	30.56±7.68	8.82±4.86	$\chi^2=3.8925$, $p<0.04851^*$
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	11.11±5.24	11.76±5.53	$\chi^2=0.0841$, $p>0.77187$
<i>Nicolla skrjabini</i>	16.67±6.21	5.88±4.04	$\chi^2=1.0849$, $p>0.29759$
<i>Sanguinicola volgensis</i>	36.11±8.01	2.94±2.91	$\chi^2=10.0403$, $p<0.00153^*$
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	5.56±3.82	2.94±2.91	$\chi^2=0.0026$, $p>0.95964$

Примечание. Обозначения, как в таблице 1.

L. naticoides, так и на этапе постоянной стабильной популяции [Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2022; 2023b; 2023c]. Расчёты смертности моллюсков по методике, разработанной для паразитов не способных покидать хозяина [Лопухина и др., 1973], выполнены для всех 12 случаев снижения встречаемости партенит трематод (табл. 4). В целом, можно констатировать, что по мере развития верхневолжских поселений *L. naticoides* происходит постепенное усложнение структуры сообществ ассоциированных с моллюском трематод и увеличение их влияния на хозяина. Обычно антагонизм паразито-хозяинных отношений у большинства сопутствующих *L. naticoides* в Угличском и Рыбинском водохранилищах трематод на популяционном уровне проявляется сравнительно слабо. Использование сезонных данных по короткоцикловому *L. naticoides* для расчёта уровня смертности усложняется наличием в летние месяцы двух разнонаправленных процессов: гибели части заражённых особей в возрасте 1+ и одновременного роста размеров тела и степени заражённости особей первого года жизни.

Так, в процессе формирования очагов апофаллёза и россикотремоза в Волжском плёсе Рыбинского вдхр. для редий рода *Aporhallas* был отмечен единственный случай снижения встречаемости в интегральных выборках половозрелых особей *L. naticoides* (с ~64% до ~49% в течение лета 2009 г.) [Tyutin, Izvekova, 2013], что дало сравнительно высокий уровень потенциально возможной селективной смертности заражённых моллюсков – 28.81%.

Для хорошо развивающихся у сеголетков *L. naticoides* и наиболее часто участвующих в смешанных заражениях спороцист *S. volgensis* снижение встречаемости с 51.79% до 19.43% в июне – августе 2019 г. (на этапе стабильной постоянной популяции хозяина) можно трактовать как результат селективной гибели до 40% моллюсков, связанной именно с заражением партенитами этого вида. Можно отметить, что на этапе стабильной популяции *L. naticoides*, расчётная смертность от спороцист *N. skrjabini* оказалась на порядок ниже, чем показатель, полученный для *S. volgensis*. При использовании для расчётов данных по размерно-возрастным группам *L. naticoides*

Таблица 4. Расчёты возможной смертности *Lithoglyphus naticoides* (X, %) под влиянием партенит трематод (по всем выявленным случаям сезонного или возрастного снижения встречаемости партенит отдельных видов для Угличского и Рыбинского водохранилищ)

Вид трематод	Тип выборки	Расчётный период	
		При натурализации моллюска (2009–2015 гг.)	На этапе стабильной постоянной популяции моллюска (2019 г.)
<i>Aporhallas</i> spp.	A	–	–
	B	28.81 (Р. вдхр.)	–
<i>Parasymphylodora markewitschi</i>	A	1.99 (Р. вдхр.)	1.95 (Р. вдхр.)
	B	–	–
<i>Nicolla skrjabini</i>	A	1.75 (Р. вдхр.); 15.00 (Р. вдхр.)	–
	B	–	4.39 (Р. вдхр.)
<i>Sanguinicola volgensis</i>	A	3.30 (Р. вдхр.); 6.09 (Р. вдхр.)	23.54 (Р. вдхр.); 58.81 (У. вдхр.)
	B	–	40.16 (Р. вдхр.)
<i>Xiphidiocercaria</i> sp.	A	–	5.26 (У. вдхр.)
	B	–	–

Примечание. А – расчёты выполнены по данным о различиях встречаемости партенит трематод в двух размерно-возрастных группах *L. naticoides*. В – расчёты выполнены по данным о сезонных выборках *L. naticoides* (июнь – август). «Прочерк» – отсутствие данных для проведения расчёта. Сокращения: (Р. вдхр.) – Рыбинское водохранилище, (У. вдхр.) – Угличское водохранилище.

выявлено, что только при низкой встречаемости спороцист *S. volgensis* потенциально связанная с этой трематодой гибель моллюсков может не превышать 3.30–6.09%. Расчётная смертность от *N. skrjabini* также оказалась варьирующей в широком диапазоне при разных уровнях встречаемости этой трематоды. Самым низким оказался уровень расчётной смертности от редий *P. markewitschi* (~2%). Близкий по уровню показатель получен для спороцист *Xiphidiocercaria* sp. (~5%). Столь высокие разбросы значений расчётной смертности, вероятно, отчасти связаны с тем, что помимо способности поддерживать свою численность на стабильно высоком уровне, патогенность конкретной трематоды для популяции хозяина зависит от способности партенит участвовать в смешанных заражениях.

В 2013–2015 гг. на исследованном участке Угличского вдхр. [Perova et al., 2018] значения плотности *L. naticoides* (экз./м²) были сходными с выявленными нами в августе 2019 г., что говорит о сохранении благоприятных условий для обитания данного вида. Показатели встречаемости большинства видов трематод в поселении *L. naticoides*, сформировавшемся к настоящему времени в верхнем участке Угличского вдхр., статистически достоверно отличаются от значений, зарегистрированных в появившемся раньше поселении из верхней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. Однако, учитывая удалённость сравниваемых поселений *L. naticoides* друг от друга, различия в плотности популяций и характере распределения моллюска по акваториям этих водоёмов, расхождения в структуре сообществ трематод оказались не столь значительными, как можно было бы ожидать. Можно выделить ряд общих признаков: доминирование *S. volgensis*, относительно высокую встречаемость *Apophallus* spp. и *N. skrjabini*, малочисленность *P. markewitschi*. Часть различий, возможно, связана с тем, что в речном участке Волжского плёса Рыбинского вдхр. *L. naticoides* практически не распространён в глубоководной русловой зоне, что обусловлено, вероятно, неблагоприятным гидрохимическим режимом. Для сравнительного анализа особенностей формирования сообществ трематод в популяциях *L.*

naticoides из р. Волги могут быть использованы частично опубликованные ранее данные по выборкам моллюсков, собранных в 2005 г. в Чебоксарском вдхр. и в 2005–2010 гг. в нижней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2013]. Отличия исследованного в 2019 г. сравнительно молодого поселения *L. naticoides* в верхней части Волжского плёса Рыбинского вдхр. от подробно изученного ранее поселения, существующего в пределах мелководной зоны нижней части Волжского плёса вблизи г. Рыбинск (58°06' с. ш., 38°41' в. д.) весьма существенны [Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2022]. В условиях менее проточной нижней части Волжского плёса в 2005–2010 гг. наиболее благоприятными условия оказались для роста численности *A. muehlingi* и *A.* (= *Rossicotrema*) *donicus*. Встречаемость других видов была значительно ниже и слабо варьировала даже в сильно отличающиеся по погодным условиям летние месяцы 2009 и 2010 гг.: *Apophallus* spp. (10.43–63.68%), *P. markewitschi* (7.98–12.11%), *N. skrjabini* (0.15–0.61%), *S. volgensis* (0–1.84%). Похожее по структуре сообщество трематод было ранее описано в средневожском Чебоксарском вдхр., где у *L. naticoides* были зарегистрированы партениты тех же видов с близкими значениями встречаемости: *Apophallus* spp. (34.5%), *P. markewitschi* (15.5%), *N. skrjabini* (1.8%), *S. volgensis* (3.6%) [Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013].

Успешное распространение трематод рода *Apophallus* обусловлено как широким кругом вторых промежуточных хозяев – рыб различных семейств [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Tyutin et al., 2013; Tyutin, Izvekova, 2013; Структура и функционирование..., 2018; Zhokhov et al., 2019], так и разнообразием дефинитивных хозяев [Odening, 1970; Бисерова 2005; Ivanov, 2008; Yakovleva et al., 2016]. Кроме того, судя по росту встречаемости у наиболее крупных моллюсков, редии трематод рода *Apophallus* можно отнести к относительно слабо влияющим на выживаемость хозяина [Бисерова, 2010; Tyutin, Izvekova, 2013; Tyutin et al., 2023b]. В низовьях р. Волги заражённость моллюсков *Apophallus* spp. обычно колеблется в диапа-

зоне от 8.1 до 55.6%, в некоторых случаях превышая 90% [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008]. В связи с этим, не совсем понятен и требует дальнейшего исследования факт отсутствия случаев смешанного заражения трематодами родов *Sanguinicola* и *Apophallus* в поселениях *L. naticoides* из Угличского и Рыбинского водохранилищ. В других точках ареала *L. naticoides* такие случаи для родов *Sanguinicola* и *Apophallus* отмечались [Stanevičiūtė et al., 2008; Бисерова, 2010].

Чаще всего утрата при расселении значительной части патогенных для хозяина специфических паразитов даёт гидробионтам-вселенцам ощутимое преимущество перед аборигенными видами, занимающими ту же экологическую нишу. Например, ранее было отмечено, что в условиях верхневолжских водохранилищ трематоды *Phyllodistomum macrocotyle* (Lühe, 1909) и *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 не адаптировались к паразитированию у бугской дрейссены *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1847). При этом они являются обычными паразитами родственного двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), расселившегося в водохранилищах вскоре после их заполнения [Pryanichnikova et al., 2011]. У *L. naticoides* при расширении его ареала не наблюдается полной потери ассоциированных с этим видом узкоспецифических трематод. Однако, на фоне некоторых других популяций *L. naticoides*, сообщества трематод в двух исследованных нами верхневолжских популяциях могут считаться относительно простыми. В частности, в одном из водохранилищ на территории Литвы у *L. naticoides* описано сообщество трематод, состоящее из партенит не менее восьми видов [Stanevičiūtė et al., 2008]. В дельте р. Волги у *L. naticoides* выявлены партениты не менее 13 видов трематод [Бисерова, 2005, 2010; Ivanov, 2008]. В Прибалтике к числу обычных паразитов *L. naticoides* относят трематод родов *Palaeorchis* и *Asymphylogora* [Petkevičiūtė et al., 2020]. В Литве и Венгрии с *L. naticoides* связаны патогенные для многих видов рыб трематоды рода *Echinochasmus* [Stanevičiūtė et al., 2008; Molnár et al., 2016]. Следует отметить, что выявленные нами в 2019 г. в Угличском вдхр. и

водоёме-охладителе Костромской ГРЭС спороцисты с некрупными стилетными церкариями из группы *Xiphidiocercaria* sp. [Тютин и др., 2020б; Tyutin et al., 2023с] не попадают под описание массовых видов этой группы, найденных у *L. naticoides* в других частях его ареала [Odening, 1970; Stanevičiūtė et al., 2008].

В южной части волжского бассейна из числа трематод, завершающих развитие у рыб, одним из наиболее массовых видов стала *N. skrjabini*, что связано с большим видовым разнообразием вторых промежуточных хозяев – ракообразных отряда Amphipoda [Zhokhov et al., 2006, 2019]. При этом даже в дельте р. Волги максимальная заражённость *L. naticoides* партенитами этого вида не превышает 11.0%, варьируя обычно в пределах от 3.0 до 5.0% [Бисерова, 2005, 2010]. Распространение *N. skrjabini* в Угличском и Рыбинском водохранилищах, как уже отмечалось ранее, связано с использованием в качестве вторых промежуточных хозяев интродуцированной во второй половине XX в. байкальской амфиподы *G. fasciatus* и местного представителя Isopoda – *Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758 [Tyutin et al., 2013]. Можно отметить, что появление в Верхней Волге *L. naticoides* несколько снизило положительный эффект от интродукции байкальского бокоплава, ранее практически свободного от паразитов.

Несмотря на отсутствие зарегистрированных случаев массовой гибели молодых особей *L. naticoides* в исследованных нами водохранилищах, можно предположить, что высокая степень заражённости партенитами трематод ограничивает возможность дальнейшего быстрого роста численности популяций моллюска. Вероятно, паразитарные системы, сформированные всеми выявленными у *L. naticoides* трематодами, находятся в достаточно сбалансированном состоянии. Для близкого к *L. naticoides* по размерам переднежаберного моллюска *Bithynia trosschellii* (Paasch, 1842) описано негативное влияние как редиоидных, так и спороцистоидных трематод на развитие самок и количество производимых ими нормально развитых эмбрионов [Serbina, 2015]. Не вызывает сомнения, что именно для короткоциклового некруп-

ных моллюсков паразитарный фактор может играть существенную роль в регуляции их численности. Продолжительность жизни *L. naticoides* в разных популяциях обычно составляет 13–15 месяцев [Mouthon, 2007] или 16–17 месяцев [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990]. Максимальная высота раковины в различных точках ареала колеблется от 8.0–8.3 мм [Mouthon, 2007] до 10.0–10.2 мм [Пирогов, 1972; Yakovlev et al., 2010].

Занимающие небольшую площадь (менее 2 км²) поселения *L. naticoides* с плотностью менее 100 экз./м² могут полностью исчезать за короткий промежуток времени [Bij de Vaate, Van Eerden, 1990]. Однако существенное расширение зоны распространения *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги по сравнению с 2005–2010 гг. позволяет рассматривать этот вид в качестве постоянного элемента фауны верхневолжских водохранилищ. Тем не менее, плотность *L. naticoides* в поселениях из Рыбинского и Угличского водохранилищ далека от максимально возможной для этого вида. Даже при интенсивном росте популяции *L. naticoides* в Угличском вдхр. в 2013–2015 гг. плотность в отдельных поселениях варьировала в пределах 50–520 экз./м², а средняя биомасса – от 0.42 г/м² до 41.10 г/м² [Perova et al., 2018]. Известно, например, что в бассейне р. Рона (Франция) плотность этого моллюска к середине лета может достигать 1090 экз./м² [Mouthon, 2007]. По данным мониторинга 1976–2006 гг., в дельте р. Волги в годы с благоприятными погодными условиями она повышалась до 1180 экз./м² [Ivanov, 2008]. Для средневолжского Куйбышевского вдхр. в 1999–2007 гг. описана максимальная плотность *L. naticoides* до 347 экз./м² на прибрежном мелководье и до 1739 экз./м² в удалённых от берега участках [Yakovlev et al., 2010]. Средняя плотность при этом колебалась от 18 экз./м² на глубинах менее 1.5 м до 158–168 экз./м² на глубинах до 15 м, средняя биомасса – от 0.41 г/м² до 6.8 г/м², соответственно. Для этого водоёма также отмечено, что более глубоководные участки заселены преимущественно мелкими особями *L. naticoides*. Максимальная величина биомассы *L. naticoides* в условиях Куйбышевского вдхр. не превышала 33.6 г/м² в прибрежье и дости-

гала 109.0 г/м² в глубоководной зоне.

В целом для конкретных биотопов, занимаемых *L. naticoides*, характерен определённый набор доминирующих видов трематод с относительно постоянными значениями встречаемости. Вероятно, по структуре сообщества трематод оба рассматриваемых нами поселения *L. naticoides* можно считать обычными для русловых участков верхневолжских водохранилищ. По нашим наблюдениям, несмотря на небольшую продолжительность жизни *L. naticoides*, плотность обоих полностью сформировавшихся поселений варьирует относительно слабо. Высокий уровень заражённости *L. naticoides*, даже при сравнительно небольшой численности популяций в Рыбинском и Угличском водохранилищах, увеличивает риск распространения гельминтозов в бассейне Верхней Волги при потенциально возможном дальнейшем расселении моллюска. Особого внимания заслуживает высокая встречаемость партенит *S. volgensis*, которая создаёт реальные предпосылки для быстрого формирования очень крупных очагов сангвиниколёза. Появление новых крупных поселений *L. naticoides* в других плёсах Рыбинского вдхр. или в акватории расположенного выше в каскаде Иваньковского вдхр. может существенно увеличить и риск появления в регионе других сопутствующих *L. naticoides* видов трематод.

Заключение

Выполненное исследование позволило выявить в Угличском вдхр. основной набор ассоциированных с *L. naticoides* видов трематод, натурализация которых была отмечена ранее в Рыбинском вдхр.: *Apophallus* spp., *N. skrjabini*, *S. volgensis*, *P. markewitschi*. Кроме того, представляет интерес обнаружение у *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги *Xiphidiocercaria* sp. Высокий уровень суммарной заражённости не приводит к заметному сокращению численности поселений *L. naticoides*, несмотря на наличие случаев смешанного заражения отдельных особей партенитами двух видов. В целом, для популяций теплолюбивого и реофильного *L. naticoides* пока характерны неравномерное распределение в акваториях верхневолжских водохра-

нилищ и относительно невысокая плотность. Однако, благодаря высокой встречаемости трематод, *L. naticoides* способен оказывать значительное влияние на экосистемы водоёмов даже при низкой численности популяций: из-за развития постоянных или временных очагов гельминтозов (апофаллёз, россикотремоз, сангвиниколёз). В связи с распространением по акватории Волжского плёса Рыбинского вдхр. и в Угличском вдхр., вклад этого моллюска-вселенца в формирование общей паразитологической ситуации в Верхневолжском регионе существенно вырос, по сравнению с начальным периодом его расселения (2005–2010 гг.). Наиболее негативным моментом развития постоянных поселений *L. naticoides* в бассейне Верхней Волги на настоящем этапе является высокая встречаемость партенит *S. volgensis* в Рыбинском (>30%) и Угличском (>60%) водохранилищах, что создаёт реальные предпосылки для формирования новых крупных очагов сангвиниколёза в других водоёмах региона. Наряду с этим, можно констатировать сохранение очагов апофаллёза и россикотремоза, связанное с достаточно высокой численностью постоянных популяций трематод *A. muehlingi* и *A. (=Rossicotrema) donicus*, метацеркарии которых вызывают одну из разновидностей «чёрно-пятнистого» заболевания рыб. Учитывая, что некоторые представители родов *Paleorchis*, *Asymphylogora*, *Echinochasmus*, обычные для западноевропейских популяций *L. naticoides* [Stanevičiūtė et al., 2008; Molnár et al., 2016; Petkevičiūtė et al., 2020], пока не выявлены у этого моллюска в бассейне р. Волги, в перспективе можно ожидать увеличение регионального списка трематод, ассоциированных с этим вселенцем.

Благодарности

Авторы благодарны д. б. н. П.В. Тузовскому (ИБВВ РАН) за помощь при определении видовой принадлежности личинок водяных клещей и выражают признательность за помощь в сборе части материала команде НЭС ИБВВ РАН «Академик Топчиев».

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания РФ (№ 121051100109-1, № 121051100100-8).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Бисерова Л.И. Трематоды *Apophollus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИнПА РАН, 2005. 25 с.
- Бисерова Л.И. Паразитологические аспекты инвазий чужеродных видов // Труды ВНИРО. 2010. Т. 148. С. 137–141.
- Лопухина А.М., Стрелков Ю.А., Чернышёва Н.Б., Юнчис О.Н. Метод определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озёрах // Паразитология. 1973. Т. 7. № 3. С. 270–274.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / Ред. Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов. Ленинград: Гидрометеоздат, 1977. 512 с.
- Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоологический журнал. 1972. Т. 51. № 6. С. 912–913.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, 2018. 456 с. DOI: 10.31857/S9785907036185000001
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М.: Наука, 2002. 298 с.
- Тютин А.В., Морозова Д.А., Медянцева Е.Н. Видовой состав трематод в популяции *Lithoglyphus naticoides* С. Pfeiffer, 1828 (Gastropoda: Hydrobiidae) Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Тезисы Междунар. конференции, посвящённой 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского / Ред. С.М. Жданова. Ярославль: Филигрань, 2020а. С. 84.
- Тютин А.В., Пряничникова Е.Г., Морозова Д.А. Паразиты и эндосимбионты у моллюсков-вселенцев в зоне влияния тёплых вод Костромской ГРЭС // Экология

- водных беспозвоночных. Тезисы Междунар. конференции, посвящённой 110-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского / Ред. С.М. Жданова. Ярославль: Филигрань, 2020б. С. 85.
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S., Rakauskas V. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystem. 2011. Vol. 402. P. 1201–1218. DOI: 10.1051/kmae/2011075
- Bij de Vaate A., Van Eerden M.R. Short term colonization and subsequent extinction of a population of *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda, Prosobranchia, Hydrobiidae) in the IJsselmeer, the Netherlands // Baselia. 1990. Vol. 54. P. 217–226.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. DOI: 10.1139/F02-098
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // The Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. No. 4. P. 575–583. DOI: 10.2307/3284227
- Butkus R., Šidagytė E., Rakauskas V., Arbačiauskas K. Distribution and current status of nonindigenous mollusc species in Lithuanian inland waters // Aquatic Invasions. 2014. Vol. 9. No. 1. P. 95–103. DOI: 10.3391/ai.2014.9.1.08
- Falniowski A. Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda) // Folia Malacologica. 1987. Vol. 1. No. 1. P. 11–122. DOI: 10.12657/folmal.001.001
- Ivanov V.M. Genesis of epizootics involving introduced species of helminths, mammals and mollusks // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. No. 2. P. 136–139. DOI: 10.1007/S11184-008-2010-8
- Molnár K., Gibson D.I., Majors G., Székely C., Sándor D., Cech G. Malformations of the gill filaments of the ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) (Pisces) caused by echinostomatid metacercariae // Journal of Fish Diseases. 2016. Vol. 39. P. 1357–1367. DOI: 10.1111/jfd.12469
- Mouthon J. *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saône river at Lyon (France) // Annales de Limnologie – International Journal of Limnology. 2007. Vol. 43. No. 1. P. 53–59. DOI: 10.1051/limn:2007027
- Odening K. Der entwicklungszyklus von *Apophallus muehlingi* (Trematoda: Opisthorchiida: Heterophyidae) in Berlin // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1970. Vol. 33. P. 194–210. DOI: 10.1007/BF00259490
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V.P., Son M.O. Assessing the risk of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. Vol. 5. No. 1. P. 110–126. DOI: 10.1897/IEAM_2008-034.1
- Perova S.N., Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V. Expansion of the range of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca: Gastropoda: Lithoglyphidae) and associated trematode species in the Upper Volga // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. No. 2. P. 234–235. DOI: 10.1134/S1995082918020165
- Petkevičiūtė R., Stanevičiūtė G., Stunžėnas V. Exploring species diversity of lissorchiid trematodes (Digenea: Lissorchiidae) associated with the gravel snail, *Lithoglyphus naticoides*, in European freshwaters // Journal of Helminthology. 2020. Vol. 94. P. 152. DOI: 10.1017/S0022149X2000036X
- Pryanichnikova E.G., Tyutin A.V., Shcherbina G.K. Comparative analysis of the structure and fauna of endosymbionts of communities of two dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Upper Volga reservoirs // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4. No. 2. P. 203–210. DOI: 10.1134/S1995082911020179
- Serbina E.A. The effect of trematode parthenites on the individual fecundity of *Bithynia troscheli* (Prosobranchia: Bithyniidae) // Acta Parasitologica. 2015. Vol. 60. No. 1. P. 40–49. DOI: 10.1515/ap-2015-0006
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. N.Y.: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kisielienė V. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinostomum* sp. cercaria // Ekologija. 2008. Vol. 54. No. 4. P. 251–255. DOI: 10.2478/v10055-008-0037-6
- The river Volga and its life / Edited by F.D. Mordukhai-Boltovskoi. Hague; Boston; London: Springer, 1979. 473 p. DOI: 10.1002/iroh.19800650315
- Tyutin A.V., Izvekova G.I. Infections of mollusks and fish by the trematode *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and its interrelations with intermediate hosts // Inland Water Biology. 2013. Vol. 6. No 1. P. 52–56. DOI: 10.1134/S1995082912030157
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Bazarov M.I., Tyutin V.A. Distribution patterns of metacercariae of the trematoda *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) in fingerlings in an invasive population of *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from the Gorky Reservoir (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2023a. Vol. 14. No. 1. P. 66–78. DOI: 10.1134/S207511723010137
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Morozova D.A., Tyutin V.A. The dynamics of trematode occurrence in two permanent settlements of the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) at the northeastern border of its range // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 4. P. 537–543. DOI: 10.1134/S207511722040130
- Tyutin A.V., Medyantseva E.N., Tyutin V.A., Pavlov D.F., Makrushin A.V. Communities of trematodes in Ponto-Azov gravel snail *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda: Hydrobiidae) and their potential impact on the development of marginal host populations in the Volga River basin // Invertebrate Zoology. 2023b. Vol. 20. No. 2. P. 205–222. DOI: 10.15298/invertzool.20.2.05

- Tyutin A.V., Morozova D.A., Pryanichnikova E.G. Distribution pattern of trematodes in a large colony of the Ponto-Azov mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) from the upper section of the Uglich Reservoir (Upper Volga basin) // Russian Journal of Biological Invasions. 2023c. Vol. 14. No. 3. DOI: 10.1134/S2075111723030190
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 1. P. 45–49. DOI: 10.1134/S2075111710010091
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 54–59. DOI: 10.1134/S2075111713010098
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.S., Yakovleva A.V. Distributional patterns and size-weight parameters of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper reach of the Kuibyshev Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 4. P. 313–322. DOI: 10.1134/S2075111710040090
- Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. The first finding of *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), Lühe, 1909 (Trematoda, Heterophyidae) in Karelia // Russian Journal of Biological Invasions. 2016. Vol. 7. No. 2. P. 200–204. DOI: 10.1134/S2075111716020144
- Yanygina L.V. Regional features of alien macroinvertebrate invasion into the water ecosystems of the Ob River basin // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9. No. 3. P. 384–390. DOI: 10.1134/S1995425516030161
- Zhokhov A.E., Molodozhnikova N.M., Pugacheva M.N. Dispersal of invading trematodes *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) and *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Opcoelidae) in the Volga // Russian Journal of Ecology. 2006. Vol. 37. No. 5. P. 363–365. DOI: 10.1134/S1067413606050110
- Zhokhov A.E., Pugacheva M.N., Molodozhnikova N.M., Berechikidze I.A. Alien parasite species of the fish in the Volga River basin: a review of data on the species number and distribution // Russian Journal of Biological Invasions. 2019. Vol. 10. No. 2. P. 136–152. DOI: 10.1134/S2075111719020140

FEATURES OF TREMATODE COMMUNITIES IN THE PONTO-AZOV MOLLUSK *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (C. PFEIFFER, 1828) (GASTROPODA, HYDROBIIDAE) FROM UGLICH AND RYBINSK RESERVOIRS (THE UPPER VOLGA BASIN)

© 2023 Tyutin A.V.^{a, *}, Pryanichnikova E.G.^{a, **}, Morozova D.A.^{a, b, ***}

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, 152742, Russia

^b Darwin State Biosphere Nature Reserve, Borok, 162723, Russia

e-mail: *tyutin@ibiw.ru; **pryanichnikova_e@ibiw.ru; ***darya.a.morozova@gmail.com

The freshwater gastropod mollusk *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) naturalized successfully in the Rybinsk Reservoir and in the Uglich Reservoir in 2005–2011 and 2013–2015, correspondingly. The aim of this work is to study the structure of trematode communities in settlements of *L. naticoides*, formed by 2019 in the upper parts of these waterbodies. It is found that in both reservoirs the species composition of trematodes is similar and includes *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899), *Apophallus* (= *Rossicotrema*) *donicus* (Skrjabin et Lindtrop, 1919), *Parasymphylodora markewitschi* Kulakowskaja, 1947, *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928), *Sanguinicola volgensis* (Razin, 1929). The density of *L. naticoides* varies from 30 to 50 ind./m² in the shallows of the Rybinsk Reservoir and from 50 до 520 ind./m² in the Uglich Reservoir where the mollusk is found at the depth of 2–9 m. In August 2019 the prevalence of parthenitae varied at different degrees even in relatively flowing upper parts of the reservoirs similar in hydrological characteristics: *Apophallus* spp. (32.01% and 11.45%), *P. markewitschi* (9.14% and 7.63%), *N. skrjabini* (16.57% and 7.63%), *S. volgensis* (19.43% and 63.36%). In the Uglich Reservoir *Xiphidiocercaria* sp. (9.16%) has been recorded, though their species has not yet been determined. A single case of mixed infection with parthenitae of trematodes (*Sanguinicola*+*Nicolla*) was recorded in the Rybinsk Reservoir in 2019. In the Uglich Reservoir, mixed infection with two species of parasites is more common (*Parasymphylodora*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Xiphidiocercaria*, *Sanguinicola*+*Parasymphylodora*, *Sanguinicola*+*Nicolla*). Due to the high occurrence of some trematodes, *L. naticoides* is able to have a significant impact on the ecosystems of reservoirs by the development of foci of the helminthoses even with a relatively low size of its populations.

Keywords: alien species, Gastropoda, *Lithoglyphus naticoides*, parasites, Trematoda, foci of helminthoses, Upper Volga basin.

ЧУЖЕРОДНАЯ ДЕНДРОФЛОРА АЛМАТИНСКОЙ ОБЛАСТИ И ОЦЕНКА ЕЁ ИНВАЗИОННОСТИ

© 2023 Хусаинова И.В.^{a, b, *}, Ситпаева Г.Т.^a, Бабай И.В.^{a, **}, Масалова В.А.^a,
Набиева С.В.^a, Абдухадыр А.^a, Зверев Н.И.^a, Эпиктетов В.Г.^a

^a РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КЛХЖМ МЭПР РК, Алматы, 050040, Казахстан

^b ФГБОУ «Калининградский филиал Санкт-Петербургский Государственный Аграрный Университет»,
Полесск, 238630, Россия

e-mail: *fhusi@yandex.ru; **babaiv1102@gmail.com

Поступила в редакцию 07.06.2023. После доработки 20.10.2023. Принята к публикации 13.11.2023

В статье представлены результаты изучения распространения чужеродных видов на территории шести районов Жетысуской области, расположенной на юго-востоке Казахстана. Полученные данные позволят обобщить актуальную информацию о состоянии экосистем с инвазионными видами растений, спрогнозировать их дальнейшее распространение и разработать стратегию борьбы с инвазионными видами. Объектами исследований являлись природные экосистемы Жетысуской области, приуроченные к Балхаш-Алакольскому и Жонгар-Алатаускому флористическим районам. Для выявления чужеродных видов закладывались мониторинговые площадки с подсчётом аборигенных видов, интродуцированных видов, видов, склонных к натурализации и имеющих самосев. Оценка агрессивности натурализовавшихся видов проводилась по модернизированной шкале, разработанной в РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» КЛХЖМ МЭПР Республики Казахстан. В исследуемую территорию входят два Государственных национальных природных парка и государственный природный заповедник. В пределах населённых пунктов и на прилегающих территориях выявлен 81 чужеродный вид древесных растений. Часть из них входит в культурную флору и не проявляет тенденции к натурализации в регионе. В природных экосистемах выявлены 17 видов чужеродных древесных растений, которые обладают потенциальной способностью к натурализации с высокой склонностью к семенному и вегетативному размножению. Доля площадок с присутствием инвазионных видов варьирует от 61 до 91%. Наибольший балл агрессивности (до 6–8) присвоен шести видам: *Acer negundo* L., *Ulmus pumila* L., *Quercus robur* L., *Prunus × domestica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Ulmus laevis* Pall. Несмотря на то, что в Алакольском и Саркандском районах большая часть территории приходится на сухостепную и полупустынные зоны, отмечено всего 8.6% площадок без видов инвазионной фракции, в связи с повсеместным распространением особо агрессивных видов-эдикаторов: *A. negundo*, *U. pumila* и др. Все выявленные мезофитные по своей природе виды во вторичном ареале показывают себя высокоадаптивными и пластичными с высокой конкурентной способностью в ксерофитных условиях.

Ключевые слова: Юго-Восточный Казахстан, Жетысуская область, инвазионные виды, ранг агрессивности, засушливые условия.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-118-131

Введение

Сохранение и рациональное использование биологического разнообразия является одной из основных задач деятельности научных организаций ботанического профиля. В 1992 г. международные организации подписали в Рио-де-Жанейро Конвенцию о биологическом разнообразии. В 2012 г. группой по вопросам инвазионных видов МСОП подготовлена аналитическая записка о биологических инвазиях и инвазионных чужеродных видах «Рио+20 – Конференция ООН

по устойчивому развитию» [IUCN's Policy Brief..., 2012].

Республикой Казахстан в 1994 г. ратифицирована Конвенция по биоразнообразию. Согласно этому документу, «Каждая... сторона... определяет процессы и категории деятельности, которые оказывают или могут оказывать значительное неблагоприятное воздействие на сохранение и устойчивое использование биологического разнообразия и осуществляет мониторинг их последствий...» (Статья 7 п. с) и «предотвращает интродук-

цию чужеродных видов, которые угрожают экосистемам, местам обитания или видам, контролирует или уничтожает такие чужеродные виды» (Статья 8 п. h) [Конвенция..., 1992]. В 2015 г. ботаническими садами стран СНГ был разработан Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах стран СНГ [Виноградова, 2015].

Проникновение, распространение и натурализация чужеродных, в том числе древесных, растений в новых местообитаниях, не только полностью изменённых человеком, но также и частично нарушенных или полностью естественных, – наиболее заметный результат биологических вторжений. Результатом взаимодействия аборигенных и интродуцированных видов часто является снижение таксономического разнообразия за счёт прямого уничтожения аборигенных видов или их подавления. Инвазии чужеродных организмов признаны одними из ведущих факторов трансформации природных экосистем и являются платой за создание высокопродуктивных агроценозов, повышение эффективности гидростроительства, торговлю сельскохозяйственной продукцией и экзотическими организмами, туризм, звероводство и аквакультуру, спортивный лов и охоту [Гуджинская и др., 2020]. Поэтому изучение чужеродных видов, в том числе инвазионных или потенциально инвазионных, в последние десятилетия служит важным направлением фундаментальных и прикладных работ [Richardson et al., 2000; Protopopova et al., 2006; Виноградова и др., 2010; Дгебуадзе, 2011]. Особенно актуальны эти исследования на особо охраняемых природных территориях. Этой проблеме уделяется всё больше внимания в документах международного уровня, так как меры борьбы эффективны только при международном сотрудничестве.

Основные этапы снижения негативного воздействия чужеродных инвазионных видов растений на экосистемы и благосостояние людей включают: 1) инвентаризацию агрессивных видов; 2) создание динамической базы данных и карт распространения видов; 3) выбор и апробирование методик по регуляции их численности; 4) разработку и принятие к

исполнению совместной Стратегии с Планом действий органами исполнительной власти по предотвращению дальнейшего распространения опасных растений; 5) системную регуляцию численности чужеродных агрессивных видов.

Цель работы: выявление чужеродных видов древесных растений в природных популяциях Жетысуской области и определение их потенциальной инвазионности.

Нами определены следующие задачи:

1. Проведение экспедиционных выездов и мониторинг природных популяций путём закладки модельных площадок.

2. Оценка степени агрессивности чужеродных видов древесных растений.

3. Составление предварительного списка инвазионных и особо агрессивных видов древесных растений Жетысуской области.

Полученные данные позволят обобщить актуальную информацию о состоянии экосистем с инвазионными видами растений, спрогнозировать их дальнейшее распространение, расставить приоритеты в отношении контроля и ликвидации популяций инвазионных видов, выбрать наиболее эффективные, экологически безопасные и экономически рациональные методы борьбы, дадут возможность создать эффективную Стратегию с Планом действий борьбы с этими видами растений.

Объекты и методы исследований

Объектами исследований являются природные экосистемы Жетысуской области (выделена из Алматинской в июне 2022 г.) юго-востока Казахстана, приуроченные к Балхаш-Алакольскому и Жонгар-Алатаускому флористическим районам.

Выявление чужеродных видов проводилось путём визуального осмотра природных сообществ и закладки модельных площадок размером 20 × 20 м с дальнейшей фиксацией GPS координат с помощью мобильного приложения GPS-Test. На площадках велся учёт видовой насыщенности древесной и травянистой растительности отдельно аборигенной, отдельно древесных чужеродных преднамеренно интродуцированных, инвазионных и отдельно чужеродных со способностью к на-

Таблица 1. Соответствие статуса инвазионных видов в аналогичных системах оценки.

Статус	Влияние на растительные сообщества по «Кодексу управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах стран СНГ»	Система оценки по модернизированной методике Института ботаники и фитопродукции
Статус 1 Виды-эдификаторы	Активно внедряются в естественные и полустественные сообщества, изменяют облик экосистем, нарушают сукцессионные связи, выступают в качестве эдификаторов и доминантов, образуя значительные по площади одновидовые заросли, вытесняют виды природной флоры и препятствуют их возобновлению.	8 – Заселяется повсеместно в природные экосистемы; 9 – Установлены случаи доминирования вида в природных экосистемах с преобразованием их фитоценологического состава.
Статус 2	Активно расселяющиеся и натурализующиеся в нарушенных полустественных и естественных местообитаниях.	6 – Поселяется единичными растениями далеко за пределами зоны произрастания материнского растения; 7 – Поселяется куртинами и рощицами далеко за пределами зоны произрастания материнского растения.
Статус 3	Расселяющиеся и натурализующиеся в настоящее время в нарушенных местообитаниях, в ходе дальнейшей натурализации некоторые из них, по-видимому, смогут внедриться в полустественные и естественные сообщества.	3 – Заселяется единичными особями семенным или вегетативным способом за границами крон материнского растения. 4 – Образуется куртины и рощицы за пределами кроны материнского растения, размножаясь семенами или вегетативно, занимая локальные территории в зоне материнского растения. 5 – Заселяется повсеместно за пределами кроны материнского растения на участке, где произрастает материнское растение.
Статус 4	Потенциально инвазионные виды, способные к возобновлению в местах инвазий и проявившие себя в смежных регионах в качестве инвазионных видов.	0 – фитоценологическая агрессивность не выявлена; 1 – Единичное поселение под кроной материнского растения; 2 – Массовое поселение под кроной материнского растения путём семенного и (или) вегетативного размножения.

турализации, выраженные в числовом эквиваленте. Также указывался разброс по насыщенности видами (Max. – Min.) в пределах обозначенных категорий в трёх парах районов.

Определение видового состава древесных растений велось с использованием следующих пособий: [Флора Казахстана, 1956–1966; Деревья и кустарники СССР, 1949–1962], а также по открытому онлайн-атласу и определителю «Растения и лишайники России...» [2023].

Оценка степени инвазионности чужеродных видов осуществлялась по методике, предложенной в коллективной монографии «Ассортимент и каталог древесных растений, рекомендованных для озеленения Алматы» [Ситпаева и др., 2017]. Эта методика разрабатывалась для растений, произрастающих в культуре, поэтому мы модернизировали шкалу оценки согласно стоящим перед нами задачам путём сокращения некоторых рангов агрессивности за счёт их объединения, и из 10 пунктов оставили 9, как представлено в таблице 1.

Территория Жетысуской области охватывает 118 500 км². В ней находятся 352 населённых пункта, входящих в 8 районов: Аксуйский, Алакольский, Ескелдинский, Каратальский, Кербулакский, Коксуйский, Панфиловский, Саркандский, а также города Талдыкорган и Текели (рис. 1).

В исследуемый регион входят различные геоботанические зоны от белоземельнопопынных пустынь южного Прибалхашья до горных альпийских лугов хребтов Жонгарского и Иле Алатау. Внедрение чужеродных древесных растений и их натурализа-

но-каштановые, горно-субальпийские почвы. Для этого района основными лесообразующими и сопутствующими видами являются: *Picea schrenkiana* Fisch. & C.A. Mey., *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., 3 вида *Tamarix*, *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., 17 видов *Salix*, *Armeniaca vulgaris* Lam., *Sorbus tianschanica* Rupr., *Padus avium* Mill., 3 вида *Lonicera*, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Juniperus pseudosabina* Fisch. & C.A. Mey.

Сохранность природных лесных массивов на обследуемой территории обеспечивается двумя Государственными национальными природными парками: «Жонгар-Алатауский» (общая площадь 356 022 га) и «Алтын-Эмель» (площадь собственной территории национального парка – 307 653.35 га, точная площадь охранной зоны парка не определена (приблизительно 536 500 га)), а также Алакольским государственным природным заповедником (площадь 193 089 га).

Нами обследованы 6 районов (рис. 1):

Алакольский, Саркандский. Заложено 104 модельных площадки, из них 96 содержат инвазионные виды;

Аксу́йский, Ескельдинский. Заложено 75 модельных площадок, из которых в 62 выявлены инвазионные виды древесных растений;

Коксу́йский и Кербулакский. Заложено 79 модельных площадок, из них 48 содержат инвазионные виды.

Из-за сложности определения точных границ на местности мы объединили в таблицах вместе Алакольский-Саркандский районы, Ескелдинский-Аксу́йский и Кербулакский-Коксу́йский по пути экспедиционных выездов и их отдалённости от крупного конгломерата Алматы.

В обследованных районах для разработки карты выявленных очагов чужеродных видов в природных популяциях зафиксированы GPS координаты 228 точек с указанием их местонахождения.

С образованием постоянных населённых пунктов в Семиречье с середины XIX в. происходит процесс привлечения человеком новых для региона видов древесных плодовых и декоративных растений с целью пополнения ассортимента плодово-ягодных культур. Таким образом были завезены культивары

яблони, вишни, винограда. С начала XX в. увеличению притока чужеродных видов способствует озеленение поселений. Таким путём в культуру вовлечены клён ясенелистный (*Acer negundo*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), вяз мелколистный (*Ulmus pumila*), вяз гладкий (*Ulmus laevis*), сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.) и другие растения.

Следующим этапом преднамеренной интродукции чужеродных растений стало проводимое в 1950–1960-х гг. строительство автомобильных дорог и создание вдоль них лесозащитных полос, а также высадка полезащитных насаждений при расширении сельхозугодий. Также была проведена масштабная работа по увеличению площади лесов созданием лесных культур. В природные экосистемы высаживались берёза повислая (*Betula pendula*), вяз мелколистный (*Ulmus pumila*), вяз голый (*Ulmus glabra* Huds.), черёмуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), клён татарский (*Acer tataricum* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur*), смородина золотистая (*Ribes aureum* Pursh) и др. Например, на территории ГНПП «Жонгар-Алатау» высажены виды родов *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Betula*, *Acer*, *Ulmus*, *Quercus*, *Malus*. В дальнейшем часть этих высокопластичных видов, из которых были созданы лесные культуры, адаптировалась, и с вступлением в фазу плодоношения постепенно стала внедряться в природные биоценозы, со временем вытесняя автохтонную флору.

Анализ многочисленных работ, в которых изучаются аспекты распространения чужеродных видов, пока не даёт ответа на вопрос, что способствует переходу спонтанной флоры на уровень инвазионной. Общие для всех таких видов свойства, которые обеспечивают им преимущество в захвате новых территорий, пока не выявлены. Это делает невозможным предсказание будущих инвазий [Майоров и др., 2012]. Предполагается, что при переходе от lag-фазы к широкому расселению происходит изменение биологических свойств чужеродных растений, их адаптация к местным условиям [Aikio et al, 2010]. Так это проходило у *Acer negundo*. Также установлено, что растительные сообщества об-

ладают различной устойчивостью к внедрению инвазионных видов [Pysek et al, 2010]. На подготовительном этапе данного исследования выяснилось, что начальные стадии активного расселения инвазионных видов в нашем регионе плохо документированы. Также определённо можно сказать, что подобные исследования проводятся в природных сообществах Республики Казахстан недавно, а конкретно в этом регионе впервые [Масалова и др., 2022]. Фиксации всех случаев интродукции не велось.

Результаты и их обсуждение

В ходе маршрутов в пределах населённых пунктов и на прилегающих территориях выявлен 81 чужеродный вид древесных растений. Часть из них входит в культурную флору. Данные виды не проявляют тенденции к натурализации в нашем регионе, то есть не размножаются без помощи человека. Всего нами в природных популяциях выявлены 16 видов чужеродных древесных растений, которые обладают потенциальной способностью к натурализации. Проанализировав видовую насыщенность природных сообществ в этих районах, количество видов в искусственных посадках вне населённых пунктов (плодовые сады, выселки, заимки, территории усадеб лесников, лесные культуры, автодорожные и полезащитные насаждения) и собственно число инвазионных видов, мы получили данные, суммированные в таблице 2.

Из данных таблицы заметна большая насыщенность аборигенными и преднамеренно интродуцированными древесными растениями флоры в Саркандском и Алакольском районах. Подсчёт доли площадок, на которых были зафиксированы инвазионные виды, по отношению к общему числу изученных площадок в пределах обозначенных пар районов выявляет наибольший процент площадок, на которых отмечены инвазионные древесные растения, – 91%. Немного меньшая насыщенность инвазионными древесными видами зафиксирована в Ескельдинском и Аксуйском районах, где площадки с инвазионными видами составляют 86%. В Кербулакском-Коксуйском районах 61% от общего числа обследованных площадок содержат инвазионные виды. Также видна значительная амплитуда частоты встречаемости видов в пределах парных районов. На наш взгляд, на этот показатель значительно влияет количество населённых пунктов в пределах районов и число мелиоративных насаждений, которые являются основным источником инвазионной растительности. Сопоставление доли инвазионных видов по отношению к аборигенным позволяет констатировать, что число чужеродных видов не зависит от общего видового богатства, подтверждая ранее приведённые цифры для локальных флор Восточной Европы [Морозова, 2003].

В таблице 3 приведено распределение видов в пределах районов со способностью к

Таблица 2. Встречаемость видов в пределах районов обследования

Район	Саркандский, Алакольский		Ескельдинский, Аксуйский		Кербулакский, Коксуйский	
	Ср. число видов	Макс. – Мин.	Ср. число видов	Макс. – Мин.	Ср. число видов	Макс. – Мин.
Аборигенные	9.8	1–20	9.2	2–15	5.6	1–15
Преднамеренно интродуцированные	3.7	0–8	2.4	0–5	1.8	1–4
Инвазионные	1.7	0–4	1.8	0–4	1.5	1–3
Всего инвазионные с самосевом		10		11		5
Число изученных площадок		104		75		79
Число площадок с инвазионными видами		95		62		48

Таблица 3. Средний ранг инвазионности видов с самовозобновлением семенным и вегетативным путём и их частота встречаемости по районам и Жетысуской области в целом

Виды	Саркандеский, Алакольский			Ескельдинский, Аксуйский			Кербулакский, Коксуйский			Площадки с инвазионными видами, %		
	Ср., балл	Площадки, %	Макс. – Мин.	Ср., балл	Площадки, %	Макс. – Мин.	Ср., балл	Площадки, %	Макс. – Мин.	в среднем по области	из них с самовозобновлением	
<i>Ulmus pumila</i> L.	4.2	37.5	1–7	4.4	45.3	1–8	4.5	34.2	1–7	39.0	55.7	
<i>Acer negundo</i> L.	4.9	41.3	1–8	5.5	38.7	1–8	5.3	53.2	1–8	44.4	73.2	
<i>Prunus × domestica</i> L.	4.4	11.5	3–7	–	4.0	–	–	–	–	7.8	70.8	
<i>Syringa vulgaris</i> L.	2.3	5.8	2–4	–	–	–	–	–	–	5.8	50.0	
<i>Quercus robur</i> L.	4.5	13.5	2–7	2.0	2.7	2	–	–	–	8.1	71.4	
<i>Prunus spinosa</i> L.	4.0	4.8	1–5	–	2.7	–	–	–	–	3.8	90.0	
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	4.3	2.9	3–6	–	6.7	–	4.30	1.3	5	3.6	66.6	
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	3.0	1.9	3	–	–	–	–	–	–	1.9	50	
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marshall.	5.0	2.9	3–6	0.5	2.7	1–6	–	–	–	2.8	66.6	
<i>Fraxinus americana</i> L.	3.0	1.0	3	–	2.7	–	4.0	2.5	1–7	2.1	100.0	
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	4.0	1.9	4	–	1.3	–	3.0	2.5	3	1.9	100.0	
<i>Amelanchier × spicata</i> (Lam.) P. Koch	3.0	1.0	2	–	–	–	–	–	–	1.0	отсутствует	
<i>Malus × domestica</i> Borkh.	1.0	1.0	1	3.5	4.0	1–4	–	–	–	2.5	100.0	
<i>Acer tataricum</i> L.	–	–	–	4.0	13.3	2–7	–	–	–	13.3	70.0	
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	–	–	–	4.0	2.7	7	–	–	–	2.7	100.0	
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	–	–	–	3.0	2.7	3	2.0	1.3	1–3	2.0	75.0	

самовозобновлению, с указанием среднего ранга инвазионности. Жизненные формы данных видов представляют собой деревья и кустарники с семенным и вегетативным размножением. Виды *Prunus × domestica*, *P. spinosa* L. и *Syringa vulgaris* размножаются как корневой порослью, так и семенами. *Syringa vulgaris* встречается на пяти площадках, из которых в пределах трёх обнаружен самосев недалеко от материнских растений. Агрессивность оценена в 2 балла.

Согласно нашей модернизированной шкале, разработанной в 2017 г., к потенциально агрессивным видам, которые пока не проявили себя как инвазионные, но в любой момент могут перейти к неконтролируемому увеличению численности и стремительному расселению, отнесены таксоны с категориями инвазионности 3 балла и выше. Мы полагаем, что такие виды могут повлиять на сукцессионные процессы в природных биоценозах. Следовательно, растения, поселяющиеся вне крон материнских растений, которым присваивается балл 3, уже можно считать потенциально инвазионными. К таким растениям отнесены: *Acer negundo*, *Acer tataricum*, *Fraxinus americana* L., *Malus × domestica* (Suckow) Borkh., *Prunus × domestica*, *Prunus spinosa*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia* L., *Syringa vulgaris*, *Ulmus pumila*, *Amelanchier × spicata* (Lam.) K. Koch, *Caragana arborescens* Lam., *Fraxinus excel-*

sior L., *Fraxinus pennsylvanica*, *Ulmus glabra*, *Ulmus laevis*.

Виды *Ulmus pumila* и *Acer negundo* встречаются в среднем по области на 39 и 44% площадок, причём в большинстве случаев присутствует самосев. В природных популяциях эти древесные виды самовозобновляются за пределами произрастания материнских растений группами или рощицами. Согласно классификации инвазионных растений по степени их агрессивности и особенностям распространения, рассматриваемые виды могут быть отнесены к видам-эдификаторам, для которых предложено специальное название – «трансформеры» [Richardson et al., 2000]. Их отличительной особенностью служит активное внедрение в естественные и полустепные сообщества, ведущее к изменению облика экосистем и нарушению сложившихся фитоценологических связей. Эти виды начинают играть роль эдификаторов и доминантов, образуют одновидовые заросли и (или) препятствуют возобновлению нативной флоры [Акатов, Акатова, 2010; Нотов и др., 2010].

Все приводящиеся в таблице 3 виды в местах естественного произрастания в своих природных ареалах предпочитают среднеувлажненные местообитания [Флора Казахстана, 1960; Мушегян, 1962; Ролдугин, Мальцев, 2011].

Ulmus laevis. В Казахстане встречается в естественном виде в долине р. Урал и в пойме р. Илек на территории Западно-Казахстанской и Актюбинской областей. Широко применяется в озеленении городов и населённых пунктов. Мезофит. Теневынослив. Обычно встречается в лиственных лесах, особенно по оврагам, склонам речных долин, влажным местообитаниям с богатой почвой. Распространение путём семенного возобновления наблюдается, в основном, в местах, приуроченных к постоянным и временным водным потокам, в западинах и балках в долинах рек.

Ulmus glabra. В местах естественного произрастания является одним из характерных видов широколиственных лесов. Встречается по оврагам, берегам ручьёв и террасам рек, влажным местообитаниям с богатой, хорошо аэрируемой почвой. Мезофит. Тене-

вынослив. Естественный ареал в Казахстане отсутствует. Как культивар использовался в уличных посадках городов Казахстана. В степной зоне использовался в защитных насаждениях. В Джунгарском Алатау размножается семенным путём только в местах, приуроченных к речным долинам, временным водотокам в степной зоне и более широко в нижнем поясе лесной зоны до отметок 1400–1600 м над ур. моря.

Ulmus pumila. Растёт в предгорном, степном и полупустынном поясе по сухим глубоким ущельям пустынных низкогорий, каменистым склонам, долинам и террасам рек, в западинах песчаных массивов и даже на засоленных участках речных террас. По-видимому, является неофитом в Джунгарском и Балхаш-Алакольском дендрологических районах. По нашим наблюдениям, встречается на склонах, в долинах, на равнинах до 1000–2000 м над ур. м. В исследуемом регионе является одним из самых распространённых видов, использующихся в озеленении в полезащитных насаждениях, в посадках вдоль автомобильных и железнодорожных путей и лесных культурах в предгорной и степной зоне. Массовое размножение вяза приземистого отмечено в поймах рек, где обнаружены многочисленные всходы вдоль каменисто-щебнистого русла реки по кромке воды и на нижних террасах. В таких местах он полностью вытесняет аборигенные *Salix* sp. и *Elaeagnus angustifolia* L. Неоднократно отмечались самосевные молодые растения *U. pumila* по северным склонам за пределами участков лесных культур.

Prunus × *domestica*. Культивированный вид, предположительно получен путём естественной гибридизации *P. divaricata* Ledeb. и *P. spinosa* на Кавказе, там же введён в культуру. Натурализовался в Средней Азии, на юге Сибири, предгорьях Кавказа и на Дальнем Востоке. Образует густые заросли на склонах и днищах балок, по опушкам лесов, в подлеске. Особенностью является образование корневых отпрысков из придаточных почек, закладывающихся на горизонтальных корнях, расположенных в почве на глубине 10–15 см и растущих в разные стороны от старых кустов. Это обеспечивает превосходную вегета-

тивную подвижность. Встречается на горных плато, вдоль просёлочных дорог, возле лесных кордонов и на заброшенных придомовых территориях. Растёт плотными, непроходимыми чистыми куртинами с 100%-й сомкнутостью крон. На юго-востоке Казахстана встречается гораздо чаще, чем следующий вид. Экземпляры семенного происхождения были обнаружены в предгорной зоне не только в районах культивирования плодовых садов, но и вдалеке от населённых пунктов, вне видимости вероятных материнских растений.

P. spinosa. В Казахстане естественно произрастает на лесных опушках, в оврагах, речных долинах в Западно-Казахстанской и Актюбинской областях. Обладает вегетативной подвижностью благодаря образованию корневых отпрысков. В настоящее время в озеленении используется редко. Все находки данного вида в основном приурочены к заброшенным садам или поймам рек близ населённых пунктов.

Quercus robur. В Казахстане естественно произрастает в пойме р. Урал. Имеет статус краснокнижного вида. В качестве лесных культур высаживался в 1980-е гг. на территории «Жонгар-Алатауского» ГНПП по склонам гор. В настоящее время наблюдается массовый разновозрастный самосев за пределами произрастания маточных экземпляров, единичные особи зафиксированы за несколько километров от исходных деревьев, но в пределах лесной зоны (рис. 2). Поскольку данный вид является кормовой базой для многих животных (кабаны, белки), то естественно предположить, что они являются его основными распространителями.

Acer negundo. В природных условиях широко распространён в тугайных лесах и болотистых территориях США и Канады. В районе изучения показал себя очень неприхотливой быстрорастущей породой, легко мирится с недостатком почвенной и воздушной влаги, зимостоек, пластичен. Благодаря этим качествам активно использовался в городских посадках, для создания степных защитных полос и даже лесных культур в нижней части лесной зоны до высоты 1500 м над ур. моря на юго-востоке Казахстана. Приурочен к водным потокам, распространяется семена-

ми, произрастает на влажных плодородных почвах вдоль рек, ручьёв, в балках, оврагах в горных и предгорных районах. Иногда активно заселяет заброшенные участки на придомовых территориях в населённых пунктах Джунгарского Алатау. Отмечены различия между полом растений по их предпочтению к среде обитания: к экстремальным условиям среды терпимы оба пола, однако женские экземпляры лучше растут в более влажных и богатых питательными веществами местообитаниях [Dawson, Ehleringer, 1993; Ward et al., 2002]. В степных районах приурочен к поливочным арыкам, из полезащитных насаждений нередко заселяется на заброшенные сельскохозяйственные угодья. По тугайным пойменным лесам степной зоны наблюдается массовое распространение семенами вдоль водных потоков. В результате образования монотипных рощ, нередко нами фиксировалось полное вытеснение аборигенной древесной растительности и напочвенного покрова



Рис. 2. Подсчёт самосева *Quercus robur* в урочище Осинное на территории ГНПП «Жонгар-Алатау».

[Масалова и др., 2022]. Однако этот вид практически отсутствует в пустынной зоне.

Fraxinus americana. Влажность почвы является важным фактором распределения растений в ареале. Этот вид никогда не является доминантом в природных лесах [Southern Research Station... *fraxinus/americana*..., 2023]. В обследуемом регионе часто используется в озеленении населённых пунктов. Входит в полезащитные и придорожные посадки. Прекрасно мирится с засушливыми условиями летом и осенью, семенам хватает короткого периода наличия в почве весенней влаги для прорастания.

Fraxinus pennsylvanica. В природных местообитаниях предпочитает влажные, хорошо дренированные почвы, находя более подходящими для себя лесные ареалы, чем заброшенные поля [Southern Research Station... *fraxinus/pennsylvanica*..., 2023]. В районе изучения – неотъемлемый представитель дендрофлоры парков, скверов, полезащитных насаждений в Южном и Юго-Восточном Казахстане. В настоящее время является одним из самых обильных инвазионных видов во многих областях Казахстана, активно заселяется в нарушенные местообитания и природные сообщества. Обладая быстрым ростом, обильным семенным и вегетативным возобновлением, часто подавляет аборигенные компоненты биоценозов, являясь более агрессивным конкурентом за свет и воду. После рубки даёт обильную поросль от пня. В районе изучения особенно обильное распространение отмечено вдоль рек в степной зоне.

Fraxinus excelsior. В естественном ареале растёт на заболоченных почвах, в поймах рек. Часто встречается в виде примеси, редко образуя чистые насаждения. Исторически сложилось так, что использование этого вида было ограничено озеленением населённых пунктов. Натурализуется в основном в предгорной зоне, где находит лучшие условия увлажнения. На обследуемых участках в населённых пунктах и вне их встречался крайне редко, обнаружен нами только на одной площадке в пойме р. Саркан, вероятно семена были принесены течением с вышерасположенного по реке г. Сарканд.

Caragana arborescens. Распространена в лесной зоне и прилегающих к ней степных

районах на территории Восточно-Казахстанской, Абайской, Павлодарской, Акмолинской областей. Благодаря своей неприхотливости раньше часто использовалась в озеленении городов и посёлков далеко за пределами естественного произрастания. В Юго-Восточном Казахстане широко применялась в лесозащитных полосах и для закрепления подвижных почв. На всех мониторинговых площадках самосев встречался только вблизи материнских растений.

Amelanchier × *spicata*. Вероятный естественный гибрид между европейским видом *A. ovalis* Medik. и североамериканским *A. canadensis* (L.) или *A. canadensis* и *A. stolonifera* Weig. Отмечается устойчивость ирги как на известковых, так и на кислых почвах. В настоящее время ирга колосистая натурализовалась в естественных экосистемах во многих странах Европы. В Средней России расселяется умеренно, образуя единичные вкрапления в подлесок лесного ценоза и лишь изредка формируя обширные заросли. В них ирга подавляет возобновление не только аборигенных древесных пород, но даже и видов травянистого яруса [Виноградова и др., 2010]. В многотомном труде «Флора Казахстана» упоминание об этом и других видах *Amelanchier* отсутствует, сведения о нём есть в работе И.И. Ролдугина и С.Н. Мальцева [Ролдугин, Мальцев, 2011]. На исследованной территории инвазионная популяция встречена однократно в степной зоне на берегу р. Теректы, небольшим числом экземпляров.

Acer tataricum. Вид близкий к *A. semenovii* (Regel & Herder) A.E. Murrey, естественно произрастающему в Южном и Юго-Восточном Казахстане. *A. tataricum* растёт в широколиственных лесах, вдоль оврагов и берегов рек. Довольно засухоустойчив, поэтому в 1960–1980 гг. использовался для облесения горных склонов и в степном полезащитном лесоразведении в Западно-Казахстанской, Северо-Казахстанской, Улытауской, Джамбульской, Алматинской областях. Обильный самосев отмечен в районе исследования в зоне лесных культур.

Robinia pseudoacacia. Натурализовалась на всей территории Европы, в зоне умеренного климата Азии, в Северной и Южной Аф-

рике, Австралии, Новой Зеландии и южных районах Латинской Америки. Растёт быстро. Цветёт уже в шестилетнем возрасте. В Южном и Юго-Восточном Казахстане широко применялась в лесозащитных полосах и в озеленении населённых мест благодаря соли и засухоустойчивости. Обильный самосев отмечен вдоль весенних водотоков в горах Жонгар-Алатау.

Malus × domestica. Ведёт начало от различных видов и форм дикой яблони. Основным родительским видом является *Malus sieversii*, но по мере распространения одомашненных видов на запад был внесён дополнительный геномный вклад от *Malus orientalis* Uglitzk. и *Malus sylvestris* Mill. Распространение в области, как правило, происходило путём самосева в местах культивирования в качестве плодового растения в лесной и степной зоне вблизи от водотоков.

Чужеродные растения, как правило, всегда демонстрируют поразительно высокую скорость расселения, и местная биота по-разному противостоит чужеземцам [Майоров и др., 2012]. Наибольший балл инвазионности (с амплитудой 6–8 баллов) присвоен шести видам: *Acer negundo* (5.5), *Ulmus pumila* (4.5), *Quercus robur* (4.5), *Prunus domestica* (4.4), *Fraxinus pennsylvanica* (5.0), *Ulmus laevis* (4.3). Средний балл инвазионности приведён нами для этих видов в порядке убывания согласно встречаемости на учётных площадках. Внедрение этих видов ведёт к упрощению структуры сообществ за счёт снижения видового разнообразия и обилия коренных доминантов вплоть до полного их выпадения из состава биоценоза [Чернова, Былова, 2004]. В качестве примера можно привести вытеснение *A. negundo* представителя природной флоры *Salix iliensis* Regel. в пойме р. Майтобе в Кербулакском районе. Подобные дигрессивные сообщества можно охарактеризовать как ненасыщенные, считающиеся менее устойчивыми к внедрению чужеродных видов [Работнов, 1983]. В среднем по области на мониторинговых площадках выявлены все возрастные стадии инвазионных видов, присутствуют и взрослые деревья, и кустарники в генеративной фазе, молодые неплодонося-

щие растения, подрост и самосев. В Саркандском и Алакольском районах в ходе маршрутного обследования 162 раза отмечено наличие инвазионных видов, и 81 раз это были случаи с присутствием на учётных площадках самосева. В Ескельдинском и Аксуйском районах 119 раз отмечено присутствие инвазионных видов, и в 60 случаях – с наличием самосева, в Кербулакском и Коксуйском районах – 91 раз наличие инвазионных видов и 61 раз с самосевом, соответственно. Пять из 16 инвазионных видов из составленного нами списка были обнаружены единично только в одном районе. Самосевные экземпляры таких видов как *Robinia pseudoacacia*, *Acer tataricum* встречаются в непосредственной близости от посадок материнских растений. В Саркандском и Алакольском районах площадки без инвазионных видов составляют 8.6%, при этом выявлены 13 из 16 обозначенных инвазионных видов. В Ескельдинском и Аксуйском районах 14.6% составляют площадки без инвазионных видов. В Кербулакском и Коксуйском районах площадки без инвазий – 39% и выявлено минимальное число (всего 6) инвазионных видов. Различие в распространённости и встречаемости инвазий можно связать с густонаселённостью указанных районов. Так в Саркандском и Алакольском районах расположено 90 посёлков и два города – Сарканд и Учарал, а в Ескельдинском и Аксуйском – 83 посёлка, город Текели и крупный областной центр Талдыкорган.

В природных местообитаниях в естественном ареале все выявленные виды были приурочены к мезофитным условиям обитания, однако во вторичном ареале они показывают высокую конкурентную способность и в аридных условиях.

В среднем по области по частоте встречаемости на модельных площадках преобладают *Ulmus pumila* (55.7%) и *Acer negundo* (73.2%). Эти виды местами стали видами-эдификаторами природных популяций. Распространение *Ulmus pumila* происходит даже на территориях с минимальными условиями увлажнения в полупустынной зоне прибрежной зоны оз. Алаколь.

Заключение

Учёт чужеродных видов на обследованной территории шести районов Жетысуской области выявил 17 древесных инорайонных видов, которые проявляют склонность к натурализации. Из них выделено шесть наиболее агрессивных видов, которые представляют полный возрастной спектр и характеризуются высокой долей молодых особей семенного и вегетативного происхождения. Такие виды как *Acer negundo*, *Ulmus pumila*, *Quercus robur*, *Prunus × domestica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Ulmus laevis* характеризуются амплитудой инвазионности от 6 до 8 баллов. Два вида можно охарактеризовать как особо агрессивные виды-эдикаторы, так как в благоприятных увлажнённых местообитаниях, например вдоль русел рек, они формируют монотипные заросли, вытеснив полностью аборигенную растительность. Выявленные мезофитные по своей природе виды во вторичном ареале проявляют способность к выживанию в аридных условиях. Основные пути внедрения инвазионных видов связаны с хозяйственной деятельностью человека.

Мониторинг чужеродных видов позволит выявить изменения степени их натурализации и разработать прогноз дальнейшего поведения инвазионных и потенциально инвазионных видов, так как среди инвазионных часть видов переходит к неконтролируемому увеличению численности и расселению на больших территориях, полностью изменяя облик природных ландшафтов и являясь причиной сокращения биологического разнообразия.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках программы целевого финансирования BR10264557 «Кадастровая оценка современного экологического состояния флоры и растительных ресурсов Алматинской области как научная основа для эффективного управления ресурсным потенциалом».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Акатов В.В., Акатова Т.В. Полночленность и устойчивость к инвазийным видам растительных сообществ с низкой интенсивностью межвидовых взаимодействий // Экология. 2010. № 3. С. 191–198.
- Виноградова Ю.К. при участии Heywood V.H. и Sharrock S.S. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах стран СНГ. М., 2015. 68 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 494 с.
- Гуджинская З., Созинов О., Гульбинас З. и др. Инвазивные виды растений белорусско-литовского пограничья. Гродно: ООО «ЮрСаПринт», 2020. 80 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 1–6.
- Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1962. Т. 1. 1949. 464 с.; Т. 2. 1951. 610 с.; Т. 3. 1954. 872 с.; Т. 4. 1958. 974 с.; Т. 5. 1960. 544 с.; Т. 6. 1962. 380 с.
- Конвенция о биологическом разнообразии. Рио-де-Жанейро, 1992. 42 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.
- Масалова В.А., Бабай И.В., Набиева С.В., Хусаинова И.В., Эпиктетов В.Г., Ишаева А.Н., Жанаев А.С. Инвазивные чужеродные виды древесно-кустарниковых растений и оценка их фитоценологической агрессивности в государственном региональном парке «Медеу» (Республика Казахстан) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы XXI Междунар. научно-практич. конференции. Барнаул, 2022. С. 108–112.
- Морозова О.В. Участие адвентивных видов в разнообразии и структуре флор Восточной Европы // Известия РАН. Сер. геогр. 2003. № 3. С. 63–71.
- Мушегян А.М. Деревья и кустарники Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Кайнар, 1962. Т. 1. 362 с.; 1966. Т. 2. 344 с.
- Нотов А.А., Виноградов Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Чёрных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Ролдугин И.И., Мальцев С.Н. Древесные растения. Алматы, 2011. 231 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.

- Растения и лишайники России и сопредельных стран. (Электронный ресурс) // (<https://www.plantarium.ru>). Проверено 21.05.2023.
- Ситпаева Г.Т., Чекалин С.В. и др. Ассортимент и каталог древесных растений, рекомендованных для озеленения Алматы. Алматы, 2017. 104 с.
- Флора Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1966. Т. 1. 1956. 354 с.; Т. 2. 1958. 290 с.; Т. 3. 1960. 458 с.; Т. 4. 1961. 545 с.; Т. 5. 1961. 515 с.; Т. 6. 1963. 465 с.; Т. 7. 1964. 498 с.; Т. 8. 1964. 279 с.; Т. 9. 1966. 425 с.
- Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. М.: Дрофа, 2004. 416 с.
- Aikio S., Duncan R.P., Hulme Ph.E. Lag-phases in Alien Plant Invasions: Separating the Facts from the Artefacts // *Oikos*. 2010. Vol. 119. Is. 2. P. 370–378.
- Dawson T.E., Ehleringer J.R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo* // *Ecology*. 1993. Vol. 7. P. 798–815.
- IUCN's Policy Brief on Invasive and Alien Species, Biodiversity, Human Health and Food Security Biological invasions: a growing threat to biodiversity, human health and food security. Policy recommendations for the Rio+20 process drafted by IUCN SSC Invasive Species Specialist Group and Invasive Species Initiative. 2012. // (<http://www.issg.org/pdf/RioPolicybrief.pdf>). Проверено 21.05.2023.
- Protopopova V.V., Shevera M.V., Mosyakin S.L. Deliberate and Unintentional Introduction of Invasive Weeds: A Case Study of the Alien Flora of Ukraine // *Euphytica*. 2006. 148 (1–2). P. 17–33.
- Pyšek P., Chytrý M., Wild J., Pino J., Maskell L.C., Vila M. Mapping Invasion by Alien Plants in Europe // *Atlas of Biodiversity Risk*. Ed. By Settle J., Penev L., Georgiev T., Grabaum R., Grobelnik V., Klotz S., Kotarac M. Sofia; Moscow: Acedemica Pr. Llc., 2010. P. 146–147.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta D.D., West C.J. Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions // *Diversity and Distribution*. 2000. 6. P. 93–107.
- Southern Research Station/ US Forest Service Research and Development // (https://srs.fs.usda.gov/pubs/misc/ag_654/volume_2/fraxinus/americana.htm). Проверено 19.05.2023.
- Southern Research Station/ US Forest Service Research and Development // (https://srs.fs.usda.gov/pubs/misc/ag_654/volume_2/fraxinus/pennsylvanica.htm). Проверено 19.05.2023.
- Ward G.H., Irlbeck M.J., Paul A. Experimental River Diversion for Marsh Enhancement Montagna Source: *Estuaries*. 2002. Vol. 25. No. 6B. P. 1416–1425.

ALIEN DENDROFLORA OF ALMATY REGION AND ASSESSMENT OF ITS INVASIVENESS

© 2023 Khusainova I.V.^{a, b, *}, Sitpaeva G.T.^a, Babay I.V.^{a, **}, Masalova V.A.^a, Nabieva S.V.^a, Abduchadir A.^a, Zverev N.E.^a, Epiktetov V.G.^a

^a RSE “Institute of Botany and Phytointroduction” Committee of Forestry and Wildlife, Ministry of Ecology, Geology and Natural Resources of the Republic of Kazakhstan, Almaty, 050040, Kazakhstan

^b Kaliningrad branch of the Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education of St. Petersburg State Agrarian University, Kaliningrad region, Polesk, 238630, Russia
e-mail: *fhusi@yandex.ru; **babaiv1102@gmail.com

The article presents results of studying the distribution of alien species on the territory of six districts of Zhetysu region, located in the South-Eastern Kazakhstan. The data obtained will make it possible to summarize up-to-date information about the state of ecosystems with invasive plant species, predict their further spread, and develop a strategy to control them. The objects of research were natural ecosystems of the Zhetysu region, confined to the Balkhash-Alakol and Zhongar-Alatau floristic districts. To identify alien species, monitoring sites were laid with the calculation of native, introduced species, the species prone to naturalization, and those with self-seeding. The aggressiveness of naturalized species was assessed according to a modernized scale developed at the RSE “Institute of Botany and Phytointroduction” CFW MENR RK. The territory under study includes two State National Nature Parks and a State Nature Reserve. Eighty one alien species of woody plants have been identified within settlements and adjacent territories. Some of them are included in the cultivated flora, which do not show a tendency to naturalization in the region. Seventeen species of alien woody plants have been identified in natural ecosystems, which have the potential for naturalization with a high propensity for seed and vegetative reproduction. The percentage of sites with the presence of invasive species varies from 61 to 91%. The highest aggressiveness score (6–8) was assigned to six species: *Acer negundo*, *Ulmus pumila*, *Quercus robur*, *Prunus x domestica*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Ulmus laevis*. Despite the fact that in the Alakol and Sarkand districts, most of the territory falls on dry-steppe and semi-desert zones, only 8.6% of sites without types of invasive fraction were noted, due to widespread dispersion of particularly aggressive “edificators”: *A. negundo*, *U. pumila*, etc. All identified mesophytic by their nature species in the secondary range show themselves highly adaptive, plastic, and competitive in xerophytic conditions.

Keywords: South-Eastern Kazakhstan, Zhetysu region, invasive species, aggressiveness rank, arid conditions.

CONCENTRATIONS OF TRACE ELEMENTS (MN, ZN, CU, FE, NI, CO, AND CD) IN INVASIVE FISH *PERCCOTTUS GLENII* IN WATER BODIES OF MOSCOW

Petrovskiy A.B.^a, Ksenofontov D.A.^b, Kozhanova E.I.^b, Reshetnikov A.N.^{a, *}

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^bRussian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy, Moscow, 127550 Russia

*e-mail: anreshetnikov@yandex.ru

Received February 15, 2023; revised October 31, 2023; accepted November 21, 2023

Microclimates of large cities and global warming favor the range expansion of the Far-Eastern invasive fish *Percottus glenii* in northern regions of Europe where this invader becomes a component of local ecosystems and participates in transmission of parasites and pollutants along food chains. We have assessed contents of seven trace elements in muscle tissues of this invasive fish in 16 water bodies within the city of Moscow. In all water bodies studied, quantities of all studied elements did not exceed the maximum concentrations permitted in national and international guidelines. Therefore, the screened water bodies of Moscow may be assessed as unpolluted. The fish *P. glenii* is a convenient object for assessing pollution levels of city ponds, since this fish species is now widespread, reaches a high population densities in shallow aquatic sites, may be caught easily, no permit is required for its capture because the species is recognized as invasive, and its partial elimination does not damage native freshwater ecosystems.

Key words: alien species, biological invasions, ecology, heavy metals, hydrochemistry, pollution.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-132-134

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Amundsen, P.-A., Staldvik, F.J., Lukin, A.A., Kashulin, N.A., Popova, O.A., and Reshetnikov, Y.S., Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia, *Science of The Total Environment*, 1997, vol. 201, no. 3, pp. 211–224. doi:10.1016/S0048-9697(97)84058-2
- Authman, M.M.N., Zaki, M.S., Khallaf, E.A., and Abbas, H.H., Use of fish as bio-indicator of the effects of heavy metals pollution, *Journal of Aquaculture Research & Development*, 2015, vol. 6, no. 4, pp. 1–13.
- Avilova, K.V., Voltsit, O.V., Eremkin, G.S., and Kalyakin, M.V., Birds, in *Red Data Book of Moscow city. 3rd issue, revised and complemented*, Department of Nature Management and Environmental Protection of the City of Moscow; Commission on Rare and Endangered Species of Animals and Plants in the conditions of the City of Moscow, Moscow: OOO “OST PAK New Technologies”, 2022, pp. 83–204.
- Bakir, F., Damluji, S.F., Amin-Zaki, L., Murtadha, M., Khalidi, A., Al-Rawi, N.Y., Tikriti S., Dhahir, H.I., Clarkson, T.W., Smith, J.C., and Doherty, R.A., Methylmercury Poisoning in Iraq: An interuniversity report, *Science*, 1973, vol. 181, no. 4096, pp. 230–241.
- Borrell, A., Tornero, V., Bhattacharjee, D., and Aguilar, A., Trace element accumulation and trophic relationships in aquatic organisms of the Sundarbans mangrove ecosystem (Bangladesh). *Sci. Total Environ.*, 2016, vol. 545, pp. 414–423.
- Burger, J., Gaines, K.F., Boring, C.S., Stephens, W.L.J., Snodgrass, J., and Gochfeld, M., Mercury and selenium in fish from the Savannah River: species, trophic level, and locational differences, *Environ. Res.*, 2001, vol. 87, no. 2, pp.108–118.
- Dgebuadze, Yu.Yu., Petrosyan, V.G. and Khlyap, L.A. (eds.), *Samye opasnye invasionnye vidy Rossii (Top-100)* (The Most Dangerous Invasive Species of Russia (TOP-100)), Moscow: Tov. Nauchn. Izd. KMK, 2018.
- Douglas, M.R., Slynko, Yu.V., Dgebuadze, Yu.Yu., Olenin, S., Aleksandrov, B., Boltachev, A., Slynko, E.E., Khristenko, D., Minchin, D., Pavlov, D.F., Reshetnikov, A.N., Vekhov, D.A., Ware, C.J., and Douglas, M.E., Invasion ecology: an International perspective centered in the Holarctic, *Fisheries*, 2015, vol. 40, no. 9, pp. 464–470. DOI 10.1080/03632415.2015.1075344
- Elnabris, K.J., Muzyed, S.K., and El-Ashgar, N.M., Heavy metal concentrations in some commercially important fishes and their contribution to heavy metals exposure in Palestinian people of Gaza Strip (Palestine), *Journal of the Association of Arab Universities for Basic and Applied Sciences*, 2013, vol. 13, no. 1, pp. 44–51.
- EPA (Environmental Protection Agency), *Assessing Human Health Risks from Chemically Contaminated Fish and*

- Shellfish: A Guidance Manual, 1989, *EPA-503/8-89-002*, 1989.
- EU (European Union). Commission Regulation 2021/1323 of 10 August 2021 Amending Regulation (EC) No 1881/2006 as Regards Maximum Levels of Cadmium in Certain Foodstuffs. Available online: <https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/2021/1323/oj> (accessed on 27 January 2023).
- EC (European Community). Regulation of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species, *Official Journal of the European Union*, 2014, vol. 317, no. 1143/2014, pp. 35–55.
- FAO (Food and Agriculture Organization), Compilation of legal limits for hazardous substances in fish and fishery products, *FAO Fishery Circular*, 1983, no. 764, pp. 5–102.
- FAO/WHO (Food and Agriculture Organization/World Health Organization), Evaluation of certain food additives and the contaminants mercury, lead and cadmium, *WHO Technical Report, Series*, 1989, no. 505.
- FAO/WHO (Food and Agriculture Organization/World Health Organization), Evaluation of food contaminants. *33 Report of the Joint FAO/WHO Expert Committee on Food Additives. Technical Report Series 776*, 1999, Geneva, Switzerland.
- Förstner, U., and Wittman, G.T.W., *Metal Pollution in the Aquatic Environment*, Berlin, Heidelberg: Springer, 1983, 485 p.
- Gherardi, F., Gollasch, S., Minchin, D., Olenin, S., and Panov, V.E., Alien Invertebrates and Fish in European Inland Waters, in *Handbook of Alien Species in Europe. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology*, Dordrecht: Springer., 2009. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8280-1_6
- Golovanova, I.L., Influence of Biogenic Metals (Cu, Zn) on the Activity of Carbohydrases in Juvenile Fish *in vitro*, *Inland Water Biology*, 2010, vol. 3, no. 1, pp. 90–95.
- Grabowska, J., Grabowski, M., Pietraszewski, D., and Gmur, J., Non-selective predator – the versatile diet of Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in the Vistula River (Poland), a newly invaded ecosystem, *J. Appl. Ichthyology*, 2009, vol. 25, pp. 451–459.
- Jarić, I., Višnjić-Jeftić, Ž., Cvijanović, G., Gačić, Z., Jovanović, L., Skorić, S., and Lenhardt, M., Determination of differential heavy metal and trace element accumulation in liver, gills, intestine and muscle of sterlet (*Acipenser ruthenus*) from the Danube River in Serbia by ICP-OES, *Microchemical Journal*, 2011, vol. 98, no. 1, pp. 77–81.
- Jebali, J., Chouba, L., Banni, M., and Boussetta, H., Comparative study of the bioaccumulation and elimination of trace metals (Cd, Pb, Zn, Mn and Fe) in the digestive gland, gills and muscle of bivalve *Pinna nobilis* during a field transplant experiment, *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 2014, vol. 28, no. 2, pp. 212–217.
- Jiang, H., Qin, D., Chen, Zh., Tang, Sh., Bai, Sh., and Mou, Zh., Heavy Metal Levels in Fish from Heilongjiang River and Potential Health Risk Assessment, *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 2016, vol. 97, pp. 536–542. DOI 10.1007/s00128-016-1894-4
- Litvinov, A.G., and O’Gorman, R., Biology of amur sleeper (*Perccottus glehni*) in the delta of the Selenga river, Buryatia, *Russian Journal of Great Lakes research*, 1996, vol. 22, no. 2, pp. 370–378.
- Lü, C., He, J., Fan, Q., and Xue, H., Accumulation of heavy metals in wild commercial fish from the Baotou Urban Section of the Yellow River, China, *Environmental Earth Sciences*, 2011, vol. 62, no. 4, pp. 679–696.
- Luo, J., Yin, X., Ya, Y., Wang, Y., Zang, S., and Zhou, X., Pb and Cd bioaccumulations in the habitat and preys of red-crowned cranes (*Crus japonensis*) in Zhalong wetlands, Northeastern China., *Biol. Trace Elem. Res.*, 2013, vol. 156, pp. 134–143.
- MAFF (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food), Monitoring and surveillance of non-radioactive contaminants in the aquatic environment and activities regulating the disposal of wastes at sea, *Aquatic Environment Monitoring Report No. 52*, Lowestoft: Center for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, 2000.
- Mormul, R.P., Vieira, D.S., Bailly, D., Fidanza, K., Batista da Silva, V.F., Junio da Graca, W., Pontara, V., Bueno, M.L., Thomaz, S.M., and Mendes, R.S., Invasive alien species records are exponentially rising across the Earth, *Biol. Invasions*, 2022, vol. 24, pp. 3249–3261. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02843-1>
- Pan, Y.P., and Wang, Y.S., Atmospheric wet and dry deposition of trace elements at 10 sites in northern China. *Atmos. Chem. Phys.*, 2015, vol. 15, no. 2, pp. 951–972.
- Pastorino, P., Prearo, M., Bertoli, M., Menconi, V., Esposito, G., Righetti, M., Mugetti, D., Pederiva, S., Abete, M.C., and Pizzul, E., Assessment of Biological and Sanitary Condition of Alien Fish from a High-Mountain Lake (Cottian Alps), *Water*, 2020, vol. 12, no. 2, p. 559. <https://doi.org/10.3390/w12020559>
- Petrosyan, V.G., Khlyap, L.A., Reshetnikov, A.N., Krivosheina, M.G., Morozova, O.V., Dergunova, N.N., Osipov, F.A., and Dgebuadze, Yu.Yu., Alien Species in the Holarctic. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2018, vol. 9, no. 4, pp. 374–381. DOI: 10.1134/S2075111718040100
- Petrovskiy, A.B., and Reshetnikov, A.N., 2022. Grass snake, in *Red Data Book of Moscow city. 3rd issue, revised and complemented*, Department of Nature Management and Environmental Protection of the City of Moscow; Commission on Rare and Endangered Species of Animals and Plants in the conditions of the City of Moscow, Moscow: OOO “OST PAK New Technologies”, 2022, pp. 214–215.
- Popov, P.A., Androsova, N.V., and Popov, V.A., Metals content in fishes of the Tom river mouth (Upper Ob), *Russian Journal of Applied Ecology*, 2018, vol. 2, no. 14, pp. 31–34.
- Reshetnikov, A.N., The introduced fish, rotan (*Perccottus glenii*), depresses populations of aquatic animals (macroinvertebrates, amphibians, and a fish), *Hydrobiologia*, 2003, vol. 510, no. 1–3, pp. 83–90.
- Reshetnikov, A.N., The current range of Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) in Eurasia, *Russian Journal of Biological Invasions*, 2010, vol. 1, no. 2, pp. 119–126. DOI: 10.1134/S2075111710020116

- Reshetnikov, A.N., and Ficetola, G.F., Potential range of the invasive fish rotan (*Perccottus glenii*) in the Holarctic. *Biological Invasions*, 2011, vol. 13, no. 12, pp. 2967–2980. DOI: 10.1007/s10530-011-9982-1
- Reshetnikov, A.N., Panyutina, A.A., Gerasimova, M.A., and Zibrov, I.A., The list of mammals of Lake Glubokoe natural reserve and its nearest vicinities, *Proceedings of the Hydrobiological Station "Lake Glubokoe"*, 2009, vol. 10, pp. 208–227.
- Reshetnikov, A.N., Sokolov, S.G., Chikhlyayev, I.V., Fayzulin, A.I., Kirillov, A.A., Kuzovenko, A.E., Protasova, E.N., and Skomorokhov, M.O., Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes, *Copeia*, 2013, vol. 2013, no. 1, pp. 103–110. DOI: 10.1643/CE-12-007
- Reshetnikov, A.N., Bashinskiy, I.V., Neymark, L.A., and Bobrov, V.V., *Trachemys scripta* (Schoepff, 1792). Subspecies *Trachemys scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839), in *Samye opasnye invazionnye vidy Rossii (Top-100)* (The Most Dangerous Invasive Species of Russia (TOP-100)), Dgebuadze, Yu.Yu., Petrosyan, V.G., and Khlyap, L.A., Eds., Moscow: Tov. Nauchn. Izd. KMK, 2018, pp. 581–587.
- Saltykova, E.A., Pelgunova, L.A., Sokolova, E.L., Skomorokhov, M.O., Demidova, T.B., and Golubtsov, A.S., Changes in the contents of strontium, barium, and lead in scales of bream *Abramis brama* from the Mozhaik Reservoir over a quarter century, *Doklady Biological Sciences*, 2016, vol. 467, no. 1, pp. 68–71.
- Sanitary Rules and Norms 2.3.2.560-96. Hygienic requirements for the quality and safety of food raw materials and food products, Moscow: Delovoy Centr Publisher, 1997, 269 p.
- Sanitary Rules and Norms 2.3.2.1078-01. Hygienic requirements for the safety and nutritional value of food products, Moscow: FGUP "InterSEN", 2002, 168 p.
- Savini, D., Occhipinti-Ambrogi, A., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., and Gollasch, S., The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities, *Journal of Applied Ichthyology*, 2010, vol. 26, pp. 1–7.
- Semenov, D.Y., Data on morphology and biology of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes, Eleotrididae) from Kuybyshev reservoir, *South of Russia: ecology, development*, 2010, no. 3, pp. 88–93.
- Sobhanardakani, S., Tayebi, L., Farmany, A., and Cheraghi, M., Analysis of trace elements (Cu, Cd and Zn) in muscle, gill and liver tissues of some fish species using anodic stripping voltammetry, *Environ. Monit. Assess.*, 2012, vol. 184, no. 11, pp. 6607–6611. doi: 10.1007/s10661-011-2445-4
- Sobhanardakani, S., Tayebi, L., and Farmany, A., Toxic metal (Pb, Hg and As) contamination of muscle, gill and liver tissues of *Otolithes ruber*, *Pampus argenteus*, *Parastromateus niger*, *Scomberomorus commerson* and *Onchorynchus mykiss*, *World. Appl. Sci J.*, 2011, vol. 14, no. 10, pp. 1453–1456.
- Sokolov, S.G., and Reshetnikov, A.N., A checklist of parasites of non-native populations of the fish rotan *Perccottus glenii* (Odontobutidae): Communication II, *Journal of Applied Ichthyology*, 2020, vol. 36, iss. 5, pp. 568–603. DOI: 10.1111/jai.14075
- Svobodova, Z., Dusek, L., Hejtmanek, M., Vykusova, B., and Smid, R., Bioaccumulation of mercury in various fish species from Orlik and Kamyk water reservoirs in the Czech Republic. *Ecotox Environ Safe.*, 1999, vol. 43, no. 3, pp. 231–240.
- TFC (Turkish Food Codex – *Türk Gıda Kodeksi Tebliği*), Resmi Gazete, 23 Eylül, 2002, Sayı: 24936. Ankara: Başbakanlık Basmevi.
- Tupitsyn, I., Amur Sleeper (*Perccottus glehni*): a new food of fish-eating birds in Lake Baikal, *Sylvia*, 2000, vol. 36, suppl. p. 63.
- Viklander, M., Particle size distribution and metal content in street sediments, *J. Environ. Eng.*, 1998, vol. 124, pp. 761–766.
- Visnjic-Jeftic, Z., Jaric, I., Jovanovic, L., Skoric, S., Smederevac-Lalic, M., Nikcevic, M., and Lenhardt, M., Heavy metal and trace element accumulation in muscle, liver and gills of the Pontic shad (*Alosa immaculata* Bennet 1835) from the Danube River (Serbia), *Microchemical journal*, 2010, vol. 95, no. 2, pp. 341–344.
- Wang, Q., Zhang, Z., Zhou, X., and Lu, X., Mercury distribution and accumulation in typical wetland ecosystems of Sanjiang Plain, Northeast China, *Chinese Geographical Science*, 2013, vol. 23, pp. 49–58, DOI: 10.1007/s11769-012-0553-x
- Yilmaz, F., The comparison of heavy metal concentrations (Cd, Cu, Mn, Pb, and Zn) in tissues of three economically important fish (*Anguilla anguilla*, *Mugil cephalus* and *Oreochromis niloticus*) inhabiting Köycegiz Lake-Mugla (Turkey), *Turk. J. Sci. Tech.*, 2009, vol. 4, no. 1, pp. 7–15.
- Zeitoun, M.M., and Mehana, E.E., Impact of water pollution with heavy metals on fish health: overview and updates, *Global Veterinaria*, 2014, vol. 12, no. 2, pp. 219–231.
- Zhan, A., Ping, N., Wei, X., Yiyong, C., Yaping, L., Xuena, H., Yuzhan, Y., and Yangchun, G., Biological Invasions in Aquatic Ecosystems in China, *Biological Invasions and Its Management in China. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology*, Wan, F., Jiang, M., Zhan, A. Eds., 2017, vol. 11, pp. 67–96. https://doi.org/10.1007/978-94-024-0948-2_4

FEATURES OF THE BIOLOGY OF ALIEN SPECIES PRUSSIAN CARP (CYPRINIDAE, ACTINOPTERYGII) FROM THE WATER BODIES OF ARMENIA

Pipoyan S.Kh.^{1a}, Benoyan L.Kh.^{3a}, Grigoryan A.F.^{3b*}, Nersisyan M.R.^{3c},
Chakhalyan G.H.^{1b}, Hambartsumyan K.S.^{1c}, Arakelyan M.S.⁴, Stepanyan I.E.²

¹ Armenian State Pedagogical University after Kh. Abovyan, Yerevan, 0010, Armenia

^{1a}e-mail: s.pipoyan@gmail.com

^{1b}e-mail: grishakarine84@gmail.com

^{1c}e-mail: hambardzumyan_knarik@mail.ru

² Scientific center of zoology and hydroecology NAN RA, Yerevan, 0014, Armenia

e-mail: ilonastepanyan37@gmail.com

³ State University of Shirak Foundation after M. Nalbandyan, Gyumri, 3126, Armenia

^{3a}e-mail: lianabenoyan1998@gmail.com

^{3b}e-mail: angingrigoryan@mail.ru

^{3c}e-mail: nersisyanmariamm21@gmail.com

⁴ Yerevan State University, Yerevan, 0025, Armenia

e-mail: arakelyanmarine@gmail.com

Received July 5, 2023; revised November 20, 2023; accepted November 23, 2023

The age and sex composition of the schools, food activity, the age of sexual maturity, breeding period and fecundity of the alien species Prussian carp indicate the presence of favorable environmental conditions for its wide distribution in the reservoirs of Armenia. The ratio of female/male of Prussian carp in most of the studied reservoirs was 3:1; most of the fish were diploids. The age composition of Prussian carp usually has 4 age groups, with maximum of 7 groups, and a minimum of 3 age groups. The age of sexual maturity of Prussian carp differs in the northern (1+ – 4+) and southern (0+ – 3+) populations in Armenia, as well as in flowing and stagnant water bodies. In some reservoirs, the percentage of Prussian carp in catches has increased over the past decades, which negatively affects the local fish species composition. This fact may indicate the formation of the invasive populations of Prussian carp in Armenia.

Keywords: Prussian carp, *Carassius auratus* complex, sex-age schools' composition, fecundity, alien species, Armenia.

DOI: DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-135-138

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

DOI: 10.31857/S207511172104XXXXYY

REFERENCES

- Abramenko, M., I., Kravchenko, O., V. and Velikoivanenko, A., E. Genetic structure of populations in the diploid-triploid complex of the silver carp *Carassius auratus gibelio* Bloch in the Lower Don basin, *Journal of Ichthyology*, 1997, vol. 37, no. 1, pp. 62-71 (in Russian)
- Abramenko, M., I., Adaptive mechanisms of distribution and population dynamics of *Carassius auratus gibelio* in the Ponto-Caspian region (on the example of the Azov basin).” *Russian Journal of Biological Invasions*, 2011, vol. 4, no. 2, pp. 3-27. (in Russian)
- Arakelyan, A., S., Tumanyan, L., G., Pipoyan, S., Kh., The fish species composition of the Tavush reservoir (Tavush region, north-eastern Armenia), *Proc of the International conference “Biological diversity and conservation problem of fauna-3”*. 2017, Yerevan, 27-29 (in Russian)
- Arakelyan, A., and Pipoyan S., *Ichthyofauna of water ecosystems of Lori and Tavush regions of the Republic of Armenia*, Yerevan: Antares, 2021. (in Armenian)
- Bagenal, T., B. *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. IBP Handbook, Blackwell Scientific Publications. 1978.
- Balik, İ., Özkök, R., Çubuk, H. and Uysal, R. Investigation of Some Biological Characteristics of the Silver Crucian Carp, *Carassius gibelio* (Bloch 1782) Population in Lake Eğirdir, *Turkish Journal of Zoology*, 2004, Vol. 28, no. 1, pp. 19-28.
- Barbaryan, R. A., Stepanyan, I. E., Arakelyan, A. S. and Pipoyan, S. Kh. 2020. Features of erythrocytes of *Carassius gibelio* (Cypriniformes, Actinopterygii) from various reservoirs of Armenia, *Proceedings of the XXII International Scientific Conference “Biological diversity*

- of the Caucasus and the south of Russia”, Russia, Grozny, pp. 236-238. (in Russian)
- Barseghyan, N., E., *Ecology of the silver carp Carassius auratus gibelio (Bloch, 1783) under the conditions of the rising level of Sevan Lake*, Abstract of PhD. diss., Yerevan, 2014. (in Armenian)
- Barseghyan, N., E. and Vardanyan, T., V., Feeding of silver lake trout in Sevan Lake, *Biological Journal of Armenia*, 2011, vol. 3, no. 63, pp. 15-19. (in Armenian)
- Barseghyan, N., E., Vardanyan, T., V., Stepanyan, I., E. and Gabrielyan B., K., Ecological and cytogenetic characteristics of the population structure of Prussian carp (*Carassius auratus gibelio*, Bloch, 1782) of Sevan Lake (Armenia), *Bulletin ASTU., Ser. Fisheries.*, 2017, vol. 2, pp. 105-115. (in Russian)
- Başkurt, S, Vatan, P., Ö., Emiroğlu, Ö. and Aksu, S., Gynogenetic reproduction potential of invasive *Carassius gibelio* in Ula Pond, *International Journal of Natural and Engineering Sciences*, 2020, vol. 14, no. 1, pp. 8-10.
- Benoyan, L., H., Grigoryan, A., F., Arakelyan, A., S. and Pipoyan, S., Kh., The modern fish fauna of the Karnut Reservoir (Shirak Marz, Armenia), *Biol. Journ. of Armenia*, 2020, vol. 3, no. 72, pp. 10-15. (in Armenian)
- Berg, L., S. *Freshwater Fishes of The USSR and Adjacent Countries*. Academy of Sciences of the USSR, vol. 2, 4th Edition, Jerusalem, 1964. (in Russian)
- Chugunova, N., I., *Guide to the study of the age and growth of fish*, Moscow: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1959. (in Russian)
- Docherty, C., Rupert, J., Rudolfson, T., Hamann, A., Poesch, M., S., Assessing the spread and potential impact of Prussian carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) to freshwater fishes in western North America, *BioInvasions Records*, 2017, vol. 6, iss. 2, pp. 291–296.
- Dulmaa, A. Fish and fisheries in Mongolia. In: *Fish and Fisheries at higher altitudes: Asia* (Ed. T. Petr). FAO Fish Technical Paper, Rome, 1999.
- Elgin, E., L., Tunna, H., R. and Jackson, L., J., First confirmed records of Prussian carp, *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) in open waters of North America, *BioInvasions Records*, 2014, vol. 3, iss. 4, pp. 275-282.
- Erdogan, Z., Torcu, K., H., Gungor, S. and Ulunehir, G., Age, growth and reproductive properties of an invasive species *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Cyprinidae) in the Ikizcetepeler Dam Lake (Balikesir), Turkey, *Periodicum biologorum*, 2014, vol. 116, no. 3, pp. 285-91.
- Fayvush, G., M. and Aleksanyan, A., S. *Habitats of Armenia*, Yerevan, 2016. (in Russian)
- Felip, A., Carrillo, M., Herráez, M., P., Zanuy, S. and Basurco, B., *Protocol K-Erythrocyte measurements [Practical guide of protocols: methods of verification of the ploidy] in Advances in fish reproduction and their application to bloodstock management: a practical manual for sea bass*, Zaragoza: CIHEAM/CSIC-IATS, 2009, P. 71–74.
- Ferincz, Á., Horváth, Z., Staszny, Á., Ács, A., Kováts, N., Vad, C., F., Csaba, J., Sütő, S. and Paulovits, G., Desiccation frequency drives local invasions of non-native gibel carp (*Carassius gibelio*) in the catchment of a large, shallow lake (Lake Balaton, Hungary), *Fisheries Research*, 2016, 173, pp.37-44.
- Fuad, M., Mehedi, H., Vetešník, L., and Šimková, A., Is gynogenetic reproduction in gibel carp (*Carassius gibelio*) a major trait responsible for invasiveness? *J. Vertebr. Biol.* 2021, vol. 70, no. 4, pp. 21049.
- Gabrielyan, B., K., *An annotated checklist of freshwater fishes of Armenia*. Malaysia, ICLARM, 2001.
- Gabrielyan, B., K., *Fish of Lake Sevan*. Yerevan: Gitutyun, 2010. (in Russian)
- Gabrielyan, B., K., Rizevskiy, V., K., Zubey, A., V., Barseghyan, N., E. and Vardanyan, T., V., Sexual structure of the Prussian carp population introduced into water bodies of various climatic zones, *Biolog. Journ of Armenia*, 2013, vol. 1, no. 65, pp. 19-25 (in Russian)
- Gasparyan, A., Poghosyan, G., Hakobyan, L. and Minasyan, V. *Problems of effective use and conservation of water resources of the Republic of Armenia*, Yerevan, Yegea, 2007. (in Armenian)
- Golovinskaya, K., A., Romashev, D., D. and Cherkas, N., B. Unisexual and bisexual forms of silver carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch. 1782), *Problems of Ichthyology*, 1965, vol. 5. no. 37, pp. 614–629. (in Russian)
- Goryunova, A., I. Periodicity of changes in the ichthyofauna in lakes and rivers of the virgin region, *Issues of Ichthyology*, 1962, vol. 2, no. 25, pp. 577–580. (in Russian)
- Goryunova, A., I. On the reproduction of silver carp, *Questions of ichthyology*, 1960, iss. 15, pp. 106–110. (in Russian)
- Hajiradkouchak, E., Patimar, R., Harsij, M., and Ghorbani, R., Age determination, growth indices and reproduction biology of Prussian carp, *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) from four reservoirs in Golestan Province, Southeast Caspian Sea, *Caspian Journal of Environmental Sciences* 2019, vol. 17, no. 4, pp. 337-351.
- Ilhan, A., Sari, H., M., and Kurtul, I., Growth parameters of invasive gibel carp (Bloch, 1782) in Lake Marmara (Turkey). *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2020, vol. 49, no. 4, pp. 383-390.
- Ivankov, V., N., *Fish fertility. Methods of determination, variability, patterns of formation*. Vladivostok: DVSY, 1985. (in Russian)
- Jiang, F., F., Wang, Z., W., Zhou, L., Jiang, L., Zhang, X., J., Apalikova, O., V., Brykov, V., A. and Gui, J., F. High male incidence and evolutionary implications of triploid form in northeast Asia *Carassius auratus* complex, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, vol. 66, no.1, pp. 350-359.
- Kirankaya S.G., Ekmekci F.G. Life-history traits of the invasive population of Prussian carp, *Carassius gibelio* (Actinopteri: Cypriniformes: Cyprinidae), from Gelin-gullu Reservoir, Yozgat, Turkey, *Acta Ichthyol. Piscat.* 2013, vol.43, no 1, pp. 31-40.
- Koščo, J., Košuthová, L., Košuth, P., Pekárik, L., Non-native fish species in Slovak waters: origins and present status, *Biologia*, 2010, vol. 65, no 6, pp. 1057—1063.
- Kottelat, M. and Freyhof, J., *Handbook of European freshwater fishes*, privately published, 2007.
- Knytl, M., Forsythe, A. & Kalous, L. A fish of multiple faces, which show us enigmatic and incredible phenomena in nature: Biology and cytogenetics of the genus *Carassius*.

- International Journal of Molecular Sciences*, 2022, vol. 23, no. 15, pp. 8095.
- Krylov, A., V., *Lake Sevan. Ecological state during the period of water level change*, A. V. Krylov, Eds., Yaroslavl: Filigran, 2016. (in Russian)
- Kuljanishvili, T., Mumladze, L., Japoshvili, B., Mustafayev, N., Ibrahimov, S., Patoka, J., Pipoyan, S., and Kalous, L., The first unified inventory of non-native fishes of the South Caucasian countries, Armenia, Azerbaijan, and Georgia, *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst*, 2021, vol. 422, pp.1-16.
- Kuzminykh, E., V. and Petrov, Yu., P. A simple model for the study of the extracellular matrix on the cell morphology in vitro, *Biochem. Biophys. Acta*, 2004, vol.1671, pp. 18–25.
- Lusk, S., Lusková, V., and Hanel, L., Alien fish species in the Czech Republic and their impact on the native fish fauna, *Folia Zoologica*, 2010, vol. 59, no. 1, pp. 57-72.
- Mailyan, R., A., Pipoyan, S., Kh. and Barsamyan, N., A., Fecundity of silver carp in Lake Sevan, *YSU Scientific Notes*, 1989, vol. 2, pp. 88-93. (in Russian)
- Manasyan, M. and Sayadyan, H. *Geography of Armenia*, Yerevan State University, Yerevan, 2016. (in Armenian)
- Moghaddas, S., D., Abdoli, A., Kiabi, B., H., Rahmani, H., Vilizzi, L., and Copp, G., H., Identifying invasive fish species threats to RAMSAR wetland sites in the Caspian Sea region — A case study of the Anzali Wetland Complex (Iran), *Fisheries Management and Ecology*, 2021, vo. 28, no. 1, pp. 28-39.
- Nikolsky, G., V. *The Ecology of Fishes*, Vischaya shkola, Moscow, 1979. (in Russian)
- Ozulug, M., Gaygusuz, O., Gaygusuz, C.G. and Sac, G., New distribution areas of four invasive freshwater fish species from Turkish Thrace. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2019, vol. 19, no. 10, pp.837-845
- Perdikaris, C., A. Ergolavou, E. Gouva, C. Nathanailides, A. Chantzarpoulos, and Paschos I., *Carassius gibelio* in Greece: The dominant naturalised invader of freshwaters. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2012, 22, pp. 17-27.
- Pipoyan, S., Kh., *Study of the morphological and biological features of the silver carp Carassius auratus gibelio (Bloch, 1783) in various water bodies of Armenia*, Abstract PhD diss., Yerevan, P 24, 1993. (in Russian)
- Pipoyan, S.Kh. *Ichthyofauna of Armenia: stages of formation and current state*, Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing, 2012a. (in Russian)
- Pipoyan, S.Kh. *Fisheries and aquaculture*. Yerevan: National Institute of Education, 2012b. (in Armenian)
- Pipoyan, S. Kh., *Fishes of Armenia, guide-determiner*. Yerevan: Antares, 2021. (in Armenian)
- Pipoyan, S., Kh., Mailyan, R., A., Sex ratio and sexual dimorphism in *Carassius auratus gibelio* (Bloch), *Biological Journal of Armenia*, 1989, vol. 8, no.42, pp. 776-778. (in Russian)
- Pipoyan, S., Kh. and Rukhkyan, R., G., Reproduction and development of the *Carassius auratus gibelio* in the reservoirs of Armenia, *Journal of Ichthyology*, 1998, vol. 38, no.3, pp. 353-358. (in Russian)
- Przybył, A., Przybylski, M., Spoz, A., Juchno, D., Szabelska, A., Kowalewska, K., and Boroń A., Sex, size and ploidy ratios of *Carassius gibelio* from Poland, *Aquatic Invasions*, 2020, vol. 15, no. 2, pp. 1-20.
- Rukhkyan, R., G. and Grigoryan, K., A., Diploid gynogenesis of *Carassius auratus gibelio* (Bloch.) from Sevan Lake, *Biol. Journ. of Armenia*, 1999, vol. 52, pp. 145-147. (in Russian)
- Ruppert, J., L. W., Docherty, C., Neufeld, K., Hamilton, K., MacPherson, L., and Poesch, M., S., Native freshwater species get out of the way: Prussian carp (*Carassius gibelio*) impacts both fish and benthic invertebrate communities in North America, *Royal Society Open Science*, 2017, vol. 4, pp. 1-14.
- Saç, G. and Okgerman, H., Growth and reproduction of a non-native fish species *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) from Büyükcçekmece Lake (İstanbul, Turkey), *European Journal of Biology*, 2015, vol. 74, no 1, pp. 1-2.
- Saenko, E. M., & Marushko, E. A., Current state of phytocoenosis and ichthyofauna of steppe rivers in the Rostov region, *Proceedings of the III International Scientific Conference: Biological Diversity of Asian Steppe*, Kostanay: Kazakhstan, 2017, pp.164-169. (in Russian)
- Savini, D., Occhipinti–Ambrogi, A., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., and Gollasch, S., The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities, *Journal of applied ichthyology*, 2010, vol. 26, pp. 1-7.
- Sevan A., Tarkan A. S. High genetic diversity in an invasive freshwater fish species, *Carassius gibelio*, suggests establishment success at the frontier between native and invasive ranges, *Zoologischer Anzeiger*, 2019, vol. 283, pp. 192-200.
- Simonyan, A. K., and Rubenyan, A. R. Long-term dynamics of the sex ratio of silver carp in the Lake Baikal basin Sevan, *Biolog. Journ. of Armenia*, 2011, vol. 63, no.1, pp. 10-13. (in Russian)
- Shentyakova, L., F. About the phenomenon of Rose Lee, *Journal of ichthyology*, 1962, vol. 2, no. 24, pp. 480–486. (in Russian)
- Smoley, A., I., Pivazyan, S., A. and Yuzhakova, G., G. The state of fish stocks and the prospects for their use during the period of Lake Sevan level lowering, *Proceedings of the Sevan Hydrobiological Station*, 1985, vol.12, no.18, pp. 199-244. (in Russian)
- Szczerbowski, J. A. *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758). Pages 5–41 in P. M.Banareescu and H. J. Paepke, editors. *The Freshwater Fishes of Europe*, 2001, vol. 5/ III; Cyprinidae 2/III and Gasterosteidae. AULA-Verlag, Wiebelsheim, Germany.
- Tarkan, A., S., Copp, G., H., Top, N., Özdemir, N., Önsöy, B., Bilge, G., Filiz, H., Yapici, S., Ekmekçi, F., G., Kirankaya, Ş., G., and Emiroğlu, Ö., Are introduced gibel carp *Carassius gibelio* in Turkey more invasive in artificial than in natural waters?. *Fisheries Management and Ecology*, 2012, vol. 19, no. 2, pp. 178-187.
- Veer, V., G., and Nentwig, W., Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system, *Ecology of Freshwater fish*, 2015, vol. 24, no.4, pp. 646-656.

- Vekhov, D., A., Reshetnikov, A., N. and Dgebuadze, Yu., Y. *Carassius auratus* complex. Gibel carp. *The most dangerous invasive species of Russia (TOP 100)* (Ed. Yu., Yu. Dgebuadze, V., G., Petrosyan, L., A., Khlyap), Tov-vo scientific publications KMK, Moscow, 2018. (in Russian)
- Yerli, S., V., Mangıt, F., Emirođlu, Ö., Yeđen, V., Uysal, R., Ünlü, E., Alp, A., Buhan, E., Yıldırım, T. and Zengin, M., Distribution of invasive *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Teleostei: Cyprinidae) in Turkey, *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2014, vol. 14, no. 2, pp.581-590.

THE FIRST RECORD OF *EURYTEMORA VELOX* (LILLJEBORG, 1853) (CRUSTACEA, CALANOIDA) OUTSIDE OF EUROPE, GENETIC IDENTIFICATION WITH SURPRISE

Sukhikh Natalia^a, Fefilova Elena^b

^a Zoological Institute of the RAS, Laboratory of freshwater and experimental Hydrobiology, Saint Petersburg, Russia
Susikh1@mail.ru

^b Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Communisticheskaja str., 28, 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia
fefilova@ib.komisc.ru

Received May 26, 2023; revised November 20, 2023; accepted November 23, 2023

The euryhaline species *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) is an active invader like some other *Eurytemora* species. Having Ponto Caspian origin, it has been actively spread in fresh and brackish waters throughout Europe during recent decades. At present, the species is found even in Western Siberia. No one record of this species outside of Europe and Western Siberia was done.

This paper presents finding of mitochondrial haplotype *E. velox* in North American waters by molecular-genetic methods with morphological identification. This specimen has nITS genes of north Atlantic American *E. cf. affinis* and mixed *E. velox* – *E. cf. affinis* 18SrRNA gene. We suppose it is result of interspecies hybridization between European *E. velox* and North American *E. cf. affinis*. Possibly *E. velox* was invaded north America with the ballast water of ships from Western Siberia, what supported by identity of studied population to population from the lake in the Ural city of Cheljabinsk. What is surprising, hybrid of the same two species was observed in the Ural, whereas *E. cf. affinis* was never found outside of the North American Atlantic coast.

Keywords

DNA sequencing, *Eurytemora velox*, invasive species, alien species, European Invasions in America, the USA, Ponto Caspian species, interspecies hybridization

DOI: DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-139-140

Full text of the paper is published in Russian Journal of Biological Invasions.

DOI: 10.31857/S207511172104XXXYYY

References

- Abdullina GK, Bondar MS (2019) Zooplankton of water bodies of the Arctic tundra of the Yamal Peninsula. article in the proceedings of the conference of the XXI International Scientific and Practical Conference I: 297-304 (In Russian)
- Alekseev VR, Sukhikh N, Abramson N (2009) Introduction of Sibling Species to the Ecosystem of the Baltic Sea. Doklady Akademii Nauk. 429(5):694–697.
- Bening AL (1938) Materials on the hydrobiology of the Ural River. Bolshaya Emba. Proceedings of KazFAN USSR, vol. 11. M. - L. (In Russian)
- Burton RS (1990) Hybrid breakdown in developmental time in the copepod *Tigriopus californicus*. Evolution 44: 1814-1822.
- Cabrol J, Tremblay R, Winkler G (2020) Differential eco-physiological performances of two pseudocryptic species of the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda, Calanoida) in the St. Lawrence estuarine transition zone: a reciprocal transplant experiment. Crustaceana 93:379–404, <https://doi.org/10.1163/15685403-00003973>
- Ermolaeva NI (2016) Zooplankton of different types of water bodies of the Yamal Peninsula in 2015. Scientific Bulletin of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug 2(91):56-62 (In Russian)
- Ermolaeva NI (2017) Species composition and spatial distribution of zooplankton in the Gulf of Ob and Gydan Bay. Proceedings of the III All-Russian Scientific Conference with International Participation. Institute of Water and Environmental Problems SB RAS. Novosibirsk Pages I:91-99 (In Russian)
- Favier JB, Winkler G (2014) Coexistence, distribution patterns and habitat utilization of the sibling species complex *Eurytemora affinis* in the St Lawrence estuarine transition zone. Journal of Plankton Research 36: 1247–1261, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu063>
- Gaviria Melo S, Forro L (2000) Morphological characterization of new populations of the copepod *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (Calanoida, Temoridae) found in Austria and Hungary. Hydrobiologia 438: 205–216, <https://doi.org/10.1023/A:1004173704289>
- Hall TA (1999) Bioedit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Research 41: 95–98.

- Kos MS (2016) Calanoid copepods of the families Stephidae and Temoridae of the seas of Russia and adjacent waters. Keys to the Fauna of Russia. Zoological Institute RAS, St. Petersburg 179: 1–108. (in Russian)
- Kotov A, Taylor D (2022) *Daphnia japonica* sp. nov. (Crustacea: Cladocera) an eastern Palearctic montane species with mitochondrial discordance. PeerJ. 10. e14113. 10.7717/peerj.14113.
- Lee CE (2000) Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate populations. Evolution 54: 2014–2027.
- Liu P, Xu L, Xu S, Martinez A, Chen H, Cheng D, Dumont H, Han B, Fontaneto D (2017) Species and hybrids in the genus *Diaphanosoma* Fischer, 1850 (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera). Molecular phylogenetics and evolution. 118. 10.1016/j.ympev.2017.10.016.
- Muravevsky SD (1923) Observations on the spring plankton of the river. The Urals and its oxbow lakes. Russian Hydrobiological Journal, II (1-2) (In Russian)
- Pace ML, Strayer DL, Fischer D, Malcom HM (2010) Recovery of native zooplankton associated with increased mortality of an invasive mussel. Ecosphere 1: 1–10
- Pandourski I, Evtimova V (2006). First record of *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (Crustacea, Copepoda, Calanoida) in Iceland with morphological notes. Historia Naturalis Bulgarica 17: 35-38.
- Parent GJ, Plourde S, Turgeon J. (2012) Natural hybridization between *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* (Copepoda) in the Arctic and Northwest Atlantic. Limnology and Oceanography 57: 1057–1066.
- Petrus J. (1989) *Eurytemora velox* (Crustacea, Calanoida) a Mallorca. Bolleti de la Societat d'Historia Natural de les Balears 33: 201-206.
- Quintana XD, Antón-Pardo M, Bas-Silvestre M, Boix D, Casamitjana X, Compte J, et al. (2021) Identifying critical transitions in seasonal shifts of zooplankton composition in a confined coastal salt marsh. Aquatic Sciences 83: 69. <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00824-5>
- Sabanev PL (1930) *Eurytemora velox* (Lill.) in the empty part of the Dnieper. Selected. Etc. Dnipro biol. mill. 5. (In Russian)
- Samchyshyna L, Gromova Y, Zorina-Sakharova K (2020) Recent distribution of *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (Copepoda, Calanoida) in brackish and fresh waters of Ukraine. Crustaceana: 93(3–5): 275-281, <https://doi.org/10.1163/15685403-00003992>
- Sars GO (1897) *Temorella lacinulata* (Fischer). Annual of the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences. St. Petersburg. 2: 66.
- Sars GO (1902). Copepoda Calanoida, Parts IX & X, Temoridae, Metridiidae, Heterorhabdidae. An Account of the Crustacea of Norway, with short descriptions and figures of all the species. Bergen Museum. 4: 97-120, pls. 65-80. (look up in IMIS)
- Sipps K, Arbuckle-Keil G, Chant R, Fahrenfeld N, Garzio L, Walsh K, Saba G (2022) Pervasive occurrence of microplastics in Hudson-Raritan estuary zooplankton. Science of The Total Environment 817(11) :152812
- Smirnov CC (1940) On the so-called hybrids in the genus *Eurytemora* Giesbr. (Copepoda). Reports of the Academy of Sciences of the USSR 26(6): 615-618. (In Russian)
- Stepien JC, Malone TC, Chervin MB (1981) Copepod communities in the estuary and coastal plume of the Hudson River. Estuarine, Coastal and Shelf Science 13(2): 185-195. [https://doi.org/10.1016/S0302-3524\(81\)80075-8](https://doi.org/10.1016/S0302-3524(81)80075-8).
- Sukhikh N, Abramova E, Holl AC, Souissi S, Alekseev V (2020) A comparative analysis of genetic differentiation of the *E. affinis* species complex and some other *Eurytemora* species, using the CO1, nITS and 18SrRNA genes (Copepoda, Calanoida). Crustaceana 93(3–5): 931–955. <https://doi.org/10.1163/15685403-bja10074>
- Sukhikh N, Lazareva VI (2022) First results of a molecular genetic analysis of the European invader *Eurytemora velox* (Crustacea, Calanoida). Inland Water Biology 15(2):205-208. DOI: 10.1134/S1995082922020122
- Sukhikh N, Souissi A, Souissi S, Holl AC, Schizas NV, Alekseev V (2019) Life in sympatry: coexistence of native *Eurytemora affinis* and invasive *Eurytemora carolleeae* in the Gulf of Finland (Baltic Sea). Oceanologia 61: 227-238. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2018.11.002>
- Sukhikh NM, Souissi A, Souissi S, Winkler G, Castric V, Holl A-C, Alekseev V (2016) Genetic and morphological heterogeneity among populations of *Eurytemora affinis* (Crustacea: Copepoda: Temoridae) in European waters. C.R. Biologies 339: 197–206, <https://doi.org/10.1016/j.crv.2016.03.004>
- Sukhikh NM, Alekseev VR (2013) *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea: One more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae), Proceedings of the Zoological Institute RAS 317(1): 85–100.
- Tamura K, Stecher G, Kumar S (2021) MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution* <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Thompson JD, Higgins DJ, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research 22: 4673–4680.
- Vezhnovets VV, Sysova EA, Zaidykov IY, Naumova EY (2012) Biological peculiarities of two Copepod species (Crustacea, Copepoda, Calanoida) as possible causes of changes in their geographical ranges. Russian Journal of Biological Invasions 3(4): 243-250.